内 容 简 介

本书是美国应用数学权威 W. F. 卢卡斯教授主编的四卷本应用数学丛书的第四卷。本卷运用微积分、微分方程、组合数学、概率论和线性规划等基本的数学工具分析生命科学中的一系列问题，包括人口数学、人口及生物的增长、流行病的传播与控制、香烟过滤、遗传与变异以及人和动物在能量利用方面的效率等；内容丰富，选材广泛，深入浅出，分析透彻，启发性与实用性兼备；行文活泼诙谐，可读性极强。全书分三部分，读者可选读其中读任一部分而不会影响对内容的理解。

本书除可作为高等院校理工科学生的数学模型教程外，还是广大工程技术人员、管理人员与数学爱好者不可多得的读物。

版 权 声 明

Originally published in English under the title:" Modules in Applied Mathematics. Vol. 4: Life Science Models", edited by Lucas, W. F. Copyright ©1983 Springer-Verlag New York, Inc. All rights Reserved.

本书英文版名为《Modules in Applied Mathem atics. Vol. 4: Life Scienoe Modds》，由 Lucas, W. F. 编著。本书中文版由 Springer-Verlag 授权出版。未经出版者书面许可，本书的任何部分不得以任何形式或任何手段复制或传播。

译 者 序

近半个世纪以来，数学的形象有了很大的变化。数学已不再单纯是数学家和少数物理学家、天文学家、力学家等人手中的神秘武器，它越来越深入地应用到各行各业之中了。几乎在人类社会生活的每个角落它都在展示无穷威力；这一点尤其表现在生物、政治、经济、军事等数学应用的非传统领域。

与这种发展相比，目前我国高等教育中如何运用数学工具解决实际问题就显得过于薄弱，同时也缺乏合适的教材，以至不少数学工作者缺乏从实际问题中提炼数学模型的能力。同时各行各业中的不少实际工作者也缺乏运用数学工具以建立模型处理问题的能力。这与我国社会、政治、经济发展的要求极不相适应。

卢卡斯教授主编的这一套应用数学模型丛书从各种实际问题出发，提炼一系列数学模型，并给出了求解方法。从应用范围看，包括自然科学、工程技术、医学、生物、生态、环境、政治、经济、军事、文化、体育、交通等人类社会生活的许多领域；从方法论看，其启发性很强；从数学内容看，要求适中，具有普通理工科大学数学基础的学生和实际工作者都能看懂。

我们翻译这套书的目的就是希望通过这套书的出版有利于培养各专业大学生建立数学模型的能力，有利于促进数学工作者与实际工作者的相互理解与沟通，有利于推动数学在我国现代化建设各个领域中的应用。

我们十分感谢卢卡斯教授为翻译出版这套丛书提供的方便和帮助，并为中文版作序。刘德铭教授负责与卢卡斯教授的联系。沙基昌教授主持全套丛书的翻译工作，并负责对译文进行审校。

第一卷第一至第十四章由周宇虹翻译，第十五至第二十三章

由朱煜民翻译。

第二卷第一至第八章由王国秋翻译，第九至第十四章由刘德铭翻译。

第三卷第一与第二章由余滨翻译，第三与第四章由沙基昌翻译，第五与第六章由何袁平翻译，第七与第八章由孟实华翻译，第九、第十一与第十二章由成礼智翻译，第十、第十三与第十四章由王炎生翻译。

第四卷第一至第三章由翟晓燕翻译，第四与第五章由许若宁翻译，第六至第十三章由黄振高翻译。

对于其他为本书出版作过有益工作的许多人士无法在此一一列举。谨向为本书翻译出版付出辛勤劳动的各位人士致以诚挚的感谢！

鉴于译校者水平所限，译文中错误不妥之处在所难免，敬请各位读者指正。

沙　基　昌

1988 年 5 月 1 日

于长沙

中 文 版 序

编辑这套四卷本丛书的目的是为了提供一大批令人信服的例子来说明解决当今世界各种实际问题时数学的巨大威力，同时也是为了纠正数学教学中普遍存在的两种极端倾向。

第一，我们已习惯于将数学作为古已有之的经典教条来教学，而不是像物理学或生物学那样作为活生生的发展着的学科。学生们倾向于将数学视为历史悠久而值得尊重的学科，必须用练习和机械的方式来学习，并且数学也确实是理解许多其它现代科学的重要预备知识。普遍推迟体会学习数学对于个人和社会的价值是完全不必要的。

第二个极端是近几十年来对纯粹数学的过分强调，而在数学教学中坚持理论与应用相结合将会更恰当些。我们常以过分简单的“二元论”方式看待事物，把数学或者数学家分为纯粹的和应用的，连续的和离散的，或者研究人员和教师。有些人观察事物忽略了在这些极端之间的中间情况。伟大的英国分析学家 G. H. Hardy 在《一个数学家的自白》(*A Mathematician's Apology*, Combridge University Press, 1940)中认为，纯粹数学是更为自我满足和依靠内在动力的学科。

相反地，美国著名的拓扑学家 Raymond L. Wilder 在《数学概念的演变》(*Evolution of mathematical Concepts*, Halstead Press, John Wiley and Sons, 1968)中论述了数学的发展与同时期大社会之间的许多密切的内在联系。事实上，许多数学内容都是因社会需要而产生的，同时，如果没有数学，现代技术世界中的绝大部分也是不可能存在的。但是 60 年代，包括美国在内的西方世界却是纯粹数学的观点支配了数学教育。有意义的纯粹学科，如逻辑、近世

代数等都有了超越过去世纪的巨大发展，并且完全变成了这个时期的“新数学”。而其它二十来种有意义的、重要的、但不太抽象的数学分支则被忽略了。

70年代美国产生了一个相反的运动。曾经有一个在大学水平的课程中安排讲授较为现代的课题以及当代应用的计划。许多人都感到用较为平衡的观点来看待纯粹数学与应用数学、古典数学和现代的数学更好些。这既不需要在美妙与有用之间，也不需要在老与新之间发生任何冲突。这四卷书就是这种尝试的一个结果。它们是来自美国数学协会指导下的两个计划的成果，并且得到美国国家科学基金的资助。具有类似目标的其他计划和书籍亦已问世，而且有几所大学已经着手引进关于“数学模型”的独立的新课程，以便强调这一数学中的重要组成部分。不少人会认为关于建模（或关于数学的历史与文化）的单独的课程并非最适当，如果能在整个课程安排中使数学的所有这些风采各异的不同方面成为一个整体将是最理想的。无论如何，插入这样的新的建模课程对于在整个课程中恢复纯粹数学与应用数学之间的平衡是必要的（也许仅仅是暂时的）措施。

本套丛书中选用的63篇文章的作者们高兴地听到了他们的著作即将在中国出版。我们衷心希望读到这本书的学生和教师会发现它们既有趣又有用。

W. F. 卢卡斯

1987年10月1日

原　序

这套四卷本丛书的编写目的是为大学师生提供一批能用于本科教学的、关于数学实际应用的重要例子。我们希望通过这些例子，能够说明现代数学是如何被实际应用于解决当代有关问题的。虽然这些章节是为公共数学教师而写的，但是，它们对于许多应用领域的学生、教师和科学工作者也将是有益的。每章都提供了所需的预备知识以及对教师的提示。许多章节在不同的班级实验过，所有章节亦都经过广泛的审查和修改。多数章节还有例题和练习。有些单元可在 1 个学时内完成，而另一些单元则需要几周才能讲完。

第一卷的 23 章与微分方程有关，而其中最后四章涉及偏微分方程。其应用问题来自医学、生物、交通系统和其它一些领域。第二卷的 14 章主要研究政治科学中的问题，同时也涉及到社会学与生态学方面的问题。包括选举系统、带权选举、比例代表制、联盟值和委员会问题等。第三卷 14 章的重点是离散数学模型，例如图论、组合论和网络理论中的问题。这些技术可用于研究经济、交通理论、运筹学、决策理论以及其它领域。第四卷的 12 章讨论生命科学中的数学模型。其中包括群体增长和行为、生物医学（流行病学、遗传学与生物工程）以及生态学等方面的问题。

这套丛书是美国数学协会（MAA）两个教育计划实施的结果，它们还部分地受到国家科学基金（NSF）的资助。这两个计划的目的是编写本科教育的教材。第一个计划由 MAA 的本科数学大纲委员会（CUPM）负责，对本科高年级学生应用数学教学所需的素材和事例进行研究。它得到 NSF 自 1972 年 9 月 1 日到 1977 年 5 月 31 日的资助（SED72—07370）. 这个计划在 Donal Bushaw 的指导下完成了。在此期间，Bushaw 和 W. F. 卢卡斯担任 CUPM 的主

席，而 George Pedtrick 是 CUPM 的执行负责人。该计划的成果是 1976 年末发表的由 Maynard Thompson 编辑的报告，题为“应用数学中的事例研究”，其中包括 11 位作者编写的 9 章以及绪论与该材料课堂试用的报告。

第两个计划由 MAA 的学会和专题研究委员会(CIW)发起，这就是 1967 年康奈尔(Cornell)大学举行的为期四周的夏季“应用数学模型”专题研究。1975 年 5 月 1 日至 1978 年 9 月 30 日它得到 NSF 的 SED75—00713 资助以及 SED77—07482 的一小部分补充资助。在专题研究小组工作期间，W. F. 卢卡斯担任 CIW 的主席和这个计划的负责人。这项活动的成果是产生了由 37 位作者编写的 60 个用于教学的模型。

这套丛书共有 63 章，其中包括“应用数学中的事例研究”的 11 章中的 9 章和应用数学模型专题研究小组 60 个模型中的 52 个——这些都已作了必要的修订，以及后添的二章(第二卷第七章和第十四章)。Steven Brams 所写的与 1976 年 MAA 的专题研究小组有关的第二卷第三章的最初版本标题为“一个人，n 张选票”，而这里提供的扩充了的版本与美国政治科学协会(APSA)的教材革新计划有关，该计划由 Sheilah K. Mann 负责，部分地由 NSF 的 SED77—18486 资助。该单元标题为“比较选举制”，原来是作为单行本发表的，供教师和学生在课堂上试用。这一章的版权属于 APSA，1978，此处是经允许后采用的。

由 Edwin Beckenbach，Leonard Gillman，W. F. 卢卡斯，David Roselle 和 Alfred Willcox 组成的 MAA 的一个专门委员会负责管理出版工作以及某些需要得到 NSF 批准的以这种形式出版的更广泛的尝试。必须提到 Willcox 博士自始至终所作的重要贡献。George Springer 也作了关键性的努力。然而必须强调指出，本书中任何意见和建议都属于各位作者本人，而与 NSA、MAA、编者或者这个计划的任何参与者的观点没有必然联系。

许多人以各种方式为这四卷书的出版作出了他们的努力，在此无法一一提及。然而，除了作者，编者以及上面提到的名字以外，还有两个人为这几卷书的出版作出了特殊贡献，应该得到真正的荣誉。Katherine B. Magann 在 CUPM 办公室关闭前几年一直在 CUPM 工作，完成了报告——“应用数学中的事例研究”。Carolyn D. Lucas 协助管理 1976 年 MAA 的专题研究小组，负责 60 个模型的完成以及担任这四卷书的责任编辑。没有她坚持不懈的努力，或许就不能有这一庞大计划的最后完成。

W. F. 卢卡斯

1982 年 7 月

第四卷的序

在生命科学中，大多数正在进行的有关建立和扩大数学模型的工作涉及到了人口学、流行病学、遗传学、生态学、药物动力学和生理学的领域。而在这些领域中，每一个领域又分成了几个主要的分支，因而要全面地介绍这方面的工作需要很多的篇幅。在这一卷中，我们只能选择介绍其中一些较为重要和较为完善的内容。另外，在这一卷中，我们还要介绍许多数学的知识和方法。

本卷第一部分介绍人口问题中的数学模型。人口模型不仅是生物科学中的一个重要内容，而且对我们理解保险统计学、经济学、政治学和社会学中的问题也是非常有帮助的。习惯上，我们可以根据所描述的生命系统的特征将模型分为单物种的和多物种的；我们也可以根据模型的数学特征将其划分为确定性的和随机性的，或是离散的和连续的，也可以是解析的和模拟的等等。本卷前三章介绍随时间变化的单个种群的数量问题。首先，Hoppensteadt 研究了人口问题中的离散模型和连续模型，继之，在第 2 章中，Fennell 进一步详细地讨论了第 1 章中提出的一个离散模型。在第 3 章中，Marcus－Roberts 探讨了有关种群的两类重要模型：确定性模型和随机模型之间的一些关系。在第一部分的第 4 章中，Van der Vaart 系统地介绍了多物种模型，特别介绍了这些模型在生态系统分析中的应用。前四章的每一章描述的均是种群随时间变化的情况，而 Solomon 所写的第 12 章则是有关种群模型的另一个例子，在这个模型中，他是根据空间分布而不是根据时间分布来考虑问题的。

本卷第二部分用五章的篇幅讨论了生物医学中的数学模型。在数学生物医学中，除了个别的情况之外，较为现代的课题涉及了流行病的传播、遗传学、生物工程和生理学这样一些领域。从 20 世

纪 20 年代开始，Kermack 和 Mckendrick 就研究了传染性疾病的扩散问题，更近期的是 N. T. J. Bailey 在 1957 年出版的著作“流行病学中的数学理论”（*The Mathematical Theory of Epidemics*）（1976 年修改为“传染病的数学理论及其应用”（*The Mathematical Theory of Infectious Diseases and Its Applications*）可以作为了解这一领域工作的一本入门书。疟原虫是一种重要的热带疾病的病源体，在第 5 章中，Marcus－Roberts 和 Roberts 提出了几个有关疟原虫的虫口动力学模型。血吸虫也是一种热带疾病，在第 6 章中，Ludwig 和 Haytock 以这一主题对 MacDonald 的工作进行了评述。血吸虫和其它种类的蠕虫对许多热带生物种群来说是一种严重的危害，因而世界卫生组织正致力于研究其传染的问题。在关于传染病问题的最后一章中，Braun 讨论了淋病在甚长的一段周期内扩散的问题。

用数学工具对遗传学问题进行研究可以追溯到 Gregor Mendel 的开创性工作。在遗传学问题的研究中，数学工具的应用使得我们对于个体和种群的遗传结构问题都有了更深的了解。事实上，遗传学中数学思想的运用所带来的理论和实践两方面的进展一直激发着人们在生命科学中寻找其它使用数学思想的途径。在这里，我们提出了一个在遗传学问题研究中应用数学工具的例子，即有关遗传性变异的问题，这个问题的研究正是 Marcus－Roberts 所写的第 8 章的内容。

工程数学对数学生物医学中的许多问题都已发生了影响，Drew 在第 9 章中介绍了一个生物工程模型的例子。这一章重点讨论了吸烟这个重要医学问题中的某一 方面的内容，也就是有关香烟滤嘴作用的问题。

这一卷的第三部分中的三章内容讨论了生物种群的行为模型、前两章考虑了获取食物所耗费的能量的问题。在第 10 章中，Roberts 研究了人类获取食物的问题，从而说明了在生物的环境中

最优化问题是怎样产生的。在这里，他采用了线性规划的方法，这种方法在本卷的其它地方还没有使用过(其它地方使用的数学方法有：微积分、微分方程、组合学、概率)。类似于第 10 章，在第 11 章中，Roberts 和 Marcus－Roberts 用微积分、模拟和概率的方法研究了动物种群获取食物的问题，讨论了一只精力充沛，有能力的捕食动物的最优搜寻策略。在最后一章中，Solomon 研究了甘蓝蝴蝶卵的空间分布问题，这个问题与前一章所研究的食物供给空间分布问题是有联系的，这两章都是用概率论的方法来研究空间分布的问题。在最后一章中，Solomon 还说明了这样一个重要的事实：一个能对问题作出好的预测的模型，并不一定是描述实际生物结构的模型。

这一卷所介绍的生物模型是把数学用于生命科学的一些例子，其内容是广泛的，但却是不完全的。很明显，本卷没有包括数学模型和计算机模拟在循环、消化和呼吸这些生理过程中应用的内容，也没有包括用数学模型和计算机模拟研究心脏病、癌症和神经错乱的内容。然而本卷所介绍的数学方法在研究传染病的解析模型中一直是一种有效的变通办法。

在这一卷的某些例子的研究中，如遗传学问题的研究，应用数学方法使我们对问题有了更透彻的理解。在另一些例子中，如人口统计学中的问题，以数学模型为基础的预测一直是研究社会问题和经济问题的一种主要方法。在生命科学中，虽然不是所有的数学模型都像那些应用于遗传学，人口统计学领域的模型那样有效，但是我们可以期望，随着数学工具的发展和计算能力的提高，以及对生物过程的不断了解，数学模型将会在其它领域的研究工作中发挥同样巨大的作用。

Helen Marcus－Roberts

Maynard Thompson

1982 年 6 月

目　　录

第Ⅰ部分　人口模型

第1章　人口数学 …… (2)

1. 引言 …… (2)
2. 模型的建立 …… (4)
3. 一个稳定的年龄分布 …… (7)
4. 人口数量的波动 …… (12)

参考文献 …… (23)

第2章　人口的增长——年龄结构模型 …… (24)

1. 引言 …… (24)
2. 一个例子 …… (25)
3. 非负矩阵的幂 …… (28)
4. 预测与方法 …… (32)
5. 结论 …… (34)

附录 …… (36)

解答 …… (39)

参考文献 …… (40)

教师参考 …… (40)

第3章　生物种群增长的若干确定性模型与随机模型的比较 …… (42)

1. 引言 …… (42)
2. 模型建立的基本原理 …… (43)
3. 概率母函数 …… (47)
4. 单纯繁殖过程中微分方程组一般形式的推导 …… (55)
5. 生物种群增长模型 …… (59)

参考文献 …… (96)

教师参考 …… (96)

第 4 章　多物种生态系统动态发展之数学模型的一些实例…(98)
1. 引言 …… (99)
2. 捕食者——被捕食者模型 …… (116)
3. 互惠共生模型和竞争模型 …… (135)
4. N 种物种生态系统的问题 …… (139)
附录 A …… (142)
附录 B　参考文献 …… (182)
附录 C:提示及答案 …… (190)

第 Ⅱ 部分　生物医学:流行病学、遗传学和生物工程

第 5 章　疟疾、疟原虫的虫口动力学模型 …… (199)
1. 引言 …… (199)
2. 疟疾 …… (200)
3. 第一个模型 …… (200)
4. 第二个模型:考虑生存率的情况 …… (202)
5. 看一看观测数据 …… (204)
6. 第三个模型:生存率变化的情况 …… (205)
7. 第四个模型:再生数变化的情况 …… (207)
8. 第一个概率模型 …… (209)
9. 第二个概率模型:考虑生存概率的情况 …… (212)
10. 第三个概率模型:生存概率变化的情况 …… (213)
11. 第四个概率模型:再生概率变化的情况 …… (213)
12. 问题讨论 …… (214)
练习 …… (215)
参考文献 …… (217)
教师参考 …… (217)
第 6 章　MacDonald 关于蠕虫感染的工作 …… (219)
1. 引言 …… (219)
2. 血吸虫病模型 …… (220)
3. Poisson 概率分布 …… (222)
4. $P(m)$ 的计算 …… (223)
附录:另一个模型 …… (228)

附录:MacDonald 的原文 …… (231)
参考文献 …… (251)
第 7 章 淋病扩散模型 …… (252)
练习 …… (262)
教师参考 …… (263)
第 8 章 DNA、RNA 和随机交配:乘法原理的简单应用 … (264)
1. 引言 …… (264)
2. 乘法原理 …… (265)
3. DNA 和 RNA …… (269)
4. 随机交配 …… (278)
练习 …… (285)
参考文献 …… (286)
教师参考 …… (286)
第 9 章 香烟过滤 …… (287)
练习 …… (296)
附录:关于密度和流速的讨论 …… (297)
参考文献 …… (300)
教师参考 …… (300)

第Ⅱ部分 生态学

第 10 章 能量用于获取食物的效率(Ⅰ):人 …… (302)
1. 引言 …… (302)
2. 能与食物:生物学和物理学的一些背景知识 …… (304)
3. 效率和最优效率行为 …… (306)
4. 人获取食物的能量利用 …… (322)
参考文献 …… (344)
教师参考 …… (346)
第 11 章 能量用于获取食物的效率(Ⅱ):动物 …… (348)
1. 问题的引出 …… (348)
2. 比速增长律 …… (350)
3. 捕食者是能量的有效利用者 …… (358)
4. 纯追击者 …… (362)

第1、2、3卷目录

第1卷　微分方程模型

第Ⅰ部分　微分方程，模型，及其应用

第1章　由应用题建立一阶微分方程

第2章　一阶微分方程定性解的图示

第3章　差分与微分方程群体增长模型

第Ⅱ部分　生长和衰变模型：一阶微分方程

第4章　Van Meegeren的艺术伪造品

第5章　单一群体模型

第6章　技术革新的推广

第Ⅲ部分　高阶线性模型

第7章　关于糖尿病检测的一个模型

第8章　作战模型

第9章　用频率响应的方法建立线性系统的模型

第Ⅳ部分　交通模型

第10章　交通管理色灯中黄灯应亮多长时间？

第11章　利用流量理论研究交通管理色灯处的车队长度

第12章　顺序汽车模型

第13章　平衡速度分布

第14章　交通流理论

第Ⅴ部分　相互制约类：非线性系统的稳定态

第15章　在第一次世界大战期间，为什么地中海的鲨鱼被捕获的百分比惊人地上升

第16章　二次总数模型：几乎没有任何循环性

第17章　群体生物学中的竞争排斥原理

第18章　生物循环和五重法

第19章　希尔伯特(Hilbert)第16问题：有多少循环？

第 Ⅵ 部分　导致偏微分方程的模型

第 20 章　调压塔分析

第 21 章　摇动一根弦使其停止

第 22 章　冻土中的热传导

第 23 章　蒸汽发生器流程的网络分析

第 2 卷　政治及有关模型

第 1 章　应用数学的过程

第 2 章　比例代表制

第 3 章　选举法的比较

第 4 章　联盟的值模型

第 5 章　城市污水管理规划

第 6 章　日常的矩阵运算

第 7 章　生态和环境学科中适于课堂教学的数学应用选材

第 8 章　怎样调查敏感问题而不至于碰壁

第 9 章　加权投票系统中的势力测量

第 10 章　极小取胜联盟中的成果平均分配——简单 n 人对策的一种新的势力指标

第 11 章　政治学中的势力指标

第 12 章　委员会决策

第 13 章　随机差分方程及其在社会学中的应用

第 14 章　分配问题

第 3 卷　离散与系统模型

第 1 章　先识—卓识—后识

第 2 章　五个航海模型

第 3 章　一个最优存储模型

第 4 章　重力的一个算术模型

第 5 章　四向停车标志还是红绿灯？建模型过程的一个实例

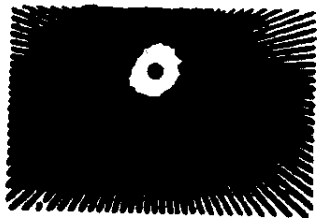
第 6 章　城市街道清扫规划模型

第 7 章　有限覆盖问题

第 8 章　运动经费的脉冲过程模型

第 9 章　道路网络中的交通平衡

第 10 章　一个最优混合问题:电厂的功率扩张
第 11 章　层次结构、互反矩阵与比例标度
第 12 章　多项选择测验
第 13 章　不动点的计算及其在经济平衡模型中的应用
第 14 章　在供应和需求不定的情况下发电系统的生产成本与可靠性评价



第Ⅰ部分

人口模型

第 1 章

人口数学

Frank C. Hoppensteadt*

1. 引　　言

对于许多决策者来说，对各种生物种群的数量和年龄构成进行估测是非常重要的。例如在对象鱼和水鸟这样一些可再生的自然资源进行规划利用时，在对人类各种族制定普及教育政策和经济政策时都需要这样的资料。虽然本章所介绍的概念和方法很显然与所有的生物种群都有关，但是对于下面将要讨论的一个具体例子，我们只使用人口增长的专用名词。

用数学来描述人口增长的设想至少可以追溯到 18 世纪。人们最熟悉的基本模型之一就是那时由英国经济学家和人口统计学家 T. R. Malthus(1766—1834)提出的。Malthus 模型是根据以下假设建立的，即人口增长的瞬时速度与人口的数量成正比。在此，我们

* Department of Mathematics. University of Utah, Salt Lake City, UT84112.

可以假设未来人口的数量是可测的、连续变化的量(生物量或类似的量),因此用微分方程对其进行描述就没有什么原则上的困难了。由 Malthus 模型可以推导出人口数量无限增长的预测结果,这就使得人们用怀疑的目光来看待 Malthus 的基本假设。为了消除所引起的异议,人们已提出了各种改进的 Malthus 模型。例如,19世纪比利时的社会学家 P. F. Verhulst 所提出的改进模型,该模型后来又再次被其他人所证实并用于预测。由这个模型可以得到以下结论:人口数量随时间的递增而逐渐趋近于某一常数。虽然由 Verhulst 模型和许多更近期的模型可以推导出具有重要数学意义的微分延滞方程和泛函微分方程,但是这些模型都没有直接考虑人口发展过程中年龄结构的影响,而这却是我们在本章中关心的主要内容。

下面我们将要对几个问题进行决择。首先,我们要决定把所考虑的情况看作是确定的还是随机的?显然,在模拟生物社会环境的情况中存在着随机的因素。然而如果我们关心的只是那些生物数量众多的种群,那么我们就可以用确定性的模型来进行描述,并将其计算结果作为初步的近似结果。况且在此进行确定性模型的分析所要求的数学方法比对类似普通的随机模型的分析所需要的数学方法要更简单一些。研究者在进行研究时是采用确定性模型还是采用随机模型最终是要进行决择的,在此我们选择了前者。

其次,要决定在我们的研究中是否要考虑空间和时间的因素。由于许多原因,如缺乏有关人口在空间中分布的充分数据,我们的注意力将偏向于研究 人口数量和年龄结构随时间的变化情况。

最后,我们要决定的是把时间当作连续变量来处理还是当作离散变量来进行处理。在此我们要介绍对应于这两种情况的两个模型,其中一个模型将在本章的正文中介绍,另一个模型将放在本章的问题讨论中进行讨论。本章的大部份篇幅都将用于讨论连续时间的模型,该模型是由 A. J. Lotka 首先提出而后又由许多研究

人员完善而成的。在人口动力学的许多研究中，Lotka 模型已被当作是讨论的基本出发点。本章中问题讨论的主要内容之一是由 P. H. Leslie 提出的离散时间模型。N. Keyfitz 在《人口数学导论》一书[5]中讨论了以上两个模型。对于经济、教育、社会服务等问题，人口数学导论，文章[6]、特别是书[7]中提供了以离散时间模型为基础的有关结果的数据和应用。另外在[7]中有许多用于计算的计算机程序。本章的末尾还提供了少量的参考资料，在[2]和[6]中包含了关于这一方面的大量其它参考文献。

2. 模型的建立

本节我们要建立一个有关女性人口动态的连续时间模型。根据女性人口的动态状况，有关男性和女性出生人数的假定以及有关男性存活数量的假定就可以确定整个人口的动态状况。以下我们先引进一些记号和定义。

设 $B(t)$ 表示 t 时刻的女性人口增长率，即 t 时刻女孩的出生率。我们的目的首先是确定 B 与其它三个可由已知数据确定的量之间的关系。具体地说，我们可假定初始人口的年龄分布、与年龄有关的死亡率和繁殖率这三个量都是已知的。假设我们把 $t=0$ 看作是开始进行人口分析的时间，并且设 $u_0(a)$ 表示开始时人口年龄分布的密度。即当 $t=0$ 时年龄从 a_1 到 a_2 人数为 $\int_{a_1}^{a_2} u_0(a)\mathrm{d}a$. 死亡率直接由函数 $l(a)$ 所确定，$l(a)$ 表示出生 a 年后仍活着，即能活到年龄 a 的人的比例。通常函数 l 可由罗列了年龄 a 与存活率 $l(a)$ 的寿命表给出，寿命表中的这些数据是根据人口普查的数据得到的。表 1 就是寿命表的一个例子。

繁殖率可以通过一个有关不同年龄所生的女孩数目的统计表得到。特别地，我们可以假设 $b(a)$ 是 100 000 位年龄为 a 的女性所

生育女孩的数目，那么我们便可以用$b(a) = 10^{-5}b(a)$来定义繁殖率$b(a)$。也就是说，繁殖率是年龄为a的女性生女孩的平均速度。我们假定对于较大的年龄a，有$b(a) = 0$，即当$a \geqslant A$时，$b(a) = 0$. 对于人类来说，我们可以假定当$a \leqslant 15$且$a \geqslant 55$时*，有$b(a) = 0$. 值得注意的是，我们所讨论的繁殖率和死亡率是依赖于年龄的，但是这两个量与时间t却是无关的。也就是说，l和b只与年龄a有关而与时间t无关。

表1　寿命表的一个例子

a 年龄	$l(a)$ 出生后活到年龄a的人的比例
0	1.0
5	0.76
10	0.72
15	0.69
20	0.65
25	0.61
30	0.56
35	0.52
40	0.48
45	0.44
50	0.40
55	0.36
60	0.32
65	0.27
70	0.20
75	0.12
80	0.07
85	0.03
90	0.00

以下我们来推导在t时刻出生率$B(t)$的表达式。这里我们所考虑的新生儿的来源可分为以下两种情况，其一是由初始人口中

* 原文此处误为"… $b(a) = 0$ for $a \leqq 15$ and $a \leqq 55$。"——译注

的女性所生育的；另一种是由自 $t=0$ 以来出生的女性所生育的。在前一种情况中，初始人口中活到时刻 t 且年龄为 $a(a\geqslant t)$ 的女性的密度为：

$$\left[\frac{l(a)}{l(a-t)}\right]u_0(a-t).$$

其中 $l(a)/l(a-t)$ 是初始人口中从年龄 $a-t$ 活到年龄 a 的人的比例，$u_0(a-t)$ 是初始人口中女性的密度。这些女性如果在时刻 t 仍能活着，那么她们的年龄将为 a. 因为在初始人口中活到时刻 t，即年龄为 a 的每个女性生育女孩的速度为 $b(a)$，因此

$$b(a)\left[\frac{l(a)}{l(a-t)}\right]u_0(a-t)$$

是这些女孩出生率的密度函数，她们是由初始人口中活到 t 时刻时年龄为 a 的女性生育的。对于各年龄阶段的女性所生女孩的数量可以由求积分而得到。因此，在时刻 t 初始人口中所有女性生女孩的总出生率就是

$$\int_t^{\infty}b(a)\left[\frac{l(a)}{l(a-t)}\right]u_0(a-t)\mathrm{d}a.$$

由于当 $a\geqslant A$ 时，$b(a)=0$. 所以以上的积分就等于

$$\begin{cases}\int_t^{A}b(a)\left[\frac{l(a)}{l(a-t)}\right]u_0(a-t)\mathrm{d}a, & \text{如果 } t<A\\ 0, & \text{如果 } t\geqslant A.\end{cases}$$

另一方面，考虑新增加的女孩是由时间 $t=0$ 以后出生的女性所生育的情况。考虑到 t 时刻年龄为 a 的女性是那些在 $t-a$ 时刻出生的女孩且其出生率为 $B(t-a)$，又由于这些女孩活到年龄 a 的比例为 $l(a)$。所以在 t 时刻年龄从 a 到 $a+da$ 的女性人数为 $l(a)B(t-a)da$. 而每一个这样的女性生女孩的比率为 $b(a)$，因此由从时间 $t=0$ 以后出生的女性在 t 时刻生育导致的附加人口增长率为：

$$\int_0^t b(a)l(a)B(t-a)\mathrm{d}a.$$

综上所述，我们可以得到以下有关 B 的方程，当 $t < A$ 时

$$B(t) = \int_t^{\infty} b(a)\left[\frac{l(a)}{l(a-t)}\right]u_0(a-t)\mathrm{d}a + \int_0^t b(a)l(a)B(t-a)\mathrm{d}a,$$

当 $t > A$ 时有

$$B(t) = \int_0^t b(a)l(a)B(t-a)\mathrm{d}a.$$

以上方程又可写为：

$$B(t) = h(t) + \int_0^t b(a)l(a)B(t-a)\mathrm{d}a. \qquad (1)$$

方程(1) 描述了人口自身繁殖的方式，因此我们称这个有关出生率 B 的积分方程为更新方程。

如果我们能够解出方程(1) 中的函数 B，那么我们就能够预测人口的数量和年龄结构。事实上，如果用 $f(a,t)$ 表示在 t 时刻年龄为 a 的女性的年龄密度，则在 t 时刻从年龄 a_1 到年龄 a_2 的女性人数就等于 $\int_{a_1}^{a_2} f(a,t)\mathrm{d}a$，因此有

$$f(a,t) = \begin{cases} l(a)B(t-a), & a < t \\ \left[\dfrac{l(a)}{l(a-t)}\right]u_0(a-t), & t < a. \end{cases}$$

3. 一个稳定的年龄分布

遗憾的是更新方程(1) 不是一个容易求解的方程。应用逐次逼近法可直接证明：当方程(1) 中的函数 h、b 和 l 处于通常的条件下时，更新方程在 $(0,\infty)$ 上有唯一一个解(例子见[1, $P.$ 217])。然而我们考虑所感兴趣的是解的某些性质，尤其是解的渐近状态，但是了解这些情况就更加困难了。对于这里我们所感兴趣的大多数事实均可以用Laplace 变换法(见[1, $P.$ 231 $ff.$]) 进行推导，这里我们将不加证明进行使用。

首先，我们知道解 B 具有以下形式

$$B(t) = B_\infty e^{pt} + R(t) \qquad (2)$$

其中 B_∞ 和 p 是常数，余项 R 是满足下式的一个复杂的函数

$$\lim_{t\to\infty} e^{-pt}R(t) = 0.$$

因此，当 t 的值很大时，与(2) 式等号右边的第一项相比，R 是可以忽略的。

常数 p 的值是多少?这是容易确定的。由方程(1) 有

$$e^{-pt}B(t) = e^{-pt}h(t) + \int_0^t b(a)l(a)e^{-pa}e^{-p(t-a)}B(t-a)\mathrm{d}a.$$

取极限 $t \to \infty$，则有

$$B_\infty = B_\infty\int_0^\infty b(a)l(a)e^{-pa}\mathrm{d}a + \lim_{t\to\infty}\int_0^A b(a)l(a)e^{-pa}e^{-p(t-a)}R(t-a)\mathrm{d}a$$

$$= B_\infty\int_0^\infty b(a)l(a)e^{-pa}\mathrm{d}a.$$

因此 p 必满足特征方程

$$1 = \int_0^\infty b(a)l(a)e^{-pa}\mathrm{d}a. \qquad (3)$$

以上方程是由 *Lotka* 在 1922 年首先提出来的[9, *P*. 340]。对于 p，方程(3) 有唯一的实数解，记作 p^*. 常数 p^* 称之为人口的内禀自然增长率或称为人口的生物势。常数 p^* 与通常指数或 *Malthus* 增长方程中的增长率类似。

如果 b 和 l 是分段连续的函数，则我们可以证明方程(3) 有无穷多个复数解。用记号$\{\varphi_n\}$ 来表示这无穷多个复数解，那么就有以下事实成立：

(1)φ_n 以共轭对或成对出现。即若 φ_n 满足方程(3)，则 $\bar{\varphi}_n$ 也满足方程(3)。

(2) 对所有 n 都有 $\mathrm{Re}\varphi_n < p^*$.

(3) 当 $n \to \infty$ 时，$\mathrm{Re}\varphi_n \to -\infty$.

对于常数 B_∞，我们可以推导出其计算公式为：

$$B_\infty = \frac{\int_0^A h(t)e^{-p^*t}dt}{\int_0^A al(a)b(a)e^{-p^*a}da}. \tag{4}$$

由于以上公式的推导过程较复杂，这里我们不作详细的描述，其详细的推导过程可见[1，$P.232\ ff.$]。

以上我们可以证明人口的年龄结构趋近于一个稳定的年龄分布。为此我们先考虑

$$\lim_{t\to\infty} e^{-p^*t}f(a,t).$$

由 $f(a,t)$ 的计算公式知：

$$\lim_{t\to\infty} e^{-p^*t}f(a,t) = B_\infty l(a)e^{-p^*a}$$

其中 B_∞ 是由(4) 式确定的常数。因此，当时间 t 很大时，人口数量就可由下式近似地描述

$$e^{-p^*t}B_\infty l(a)e^{-p^*a}. \tag{5}$$

如果 $p^* > 0$，则人口随着时间的递增而增加，如果 $p^* < 0$，则人口数量就随着时间的递增而减少且趋近于零。(5) 式被称之为与人口有关的稳定年龄分布。读者应当注意的是稳定年龄分布中的时间变化量是由特征方程的实数解确定的。

由于存在稳定的年龄分布，因此可导出以下结论：当时间 t 很大时，各年龄组人口的比例保持为常数。例如，年龄在(a_1,a_2) 中的人口比例是：

$$\frac{\text{年龄在时间区域}(a_1,a_2)\text{ 中的人数}}{\text{总人数}} = \frac{\int_{a_1}^{a_2} f(a,t)da}{\int_0^\infty f(a,t)da}$$

当 t 相当大时，以上表达式近似等于

$$\frac{\int_{a_1}^{a_2} l(a)e^{-p^*a}da}{\int_0^\infty l(a)e^{-p^*a}da}.$$

人口的年龄结构趋近于一个稳定的年龄分布，这是一个十分重要的结论。许多人口统计学专家的计算都是以稳定的年龄分布为基础的。

小结　至此，我们不难把以上结论作一个小结。关于女性人口的发展，Lotka 的年龄相关理论是以更新方程(1)为基础的。在方程(1)中，函数 $h(t)$ 和 $m(a) = b(a)l(a)$ 都可以通过数据来确定。其中 $h(t)$ 表示初始人口在 t 时刻的出生率，$m(a)$ 是估测个人生存能力和繁殖能力的净繁殖函数。

如果 m 是一个分段连续的函数并且当年龄 a 较大时 m 为零(即当 $a \geqslant A$ 时 $m(a) = 0$)，则人口的年龄分布趋近于稳定的年龄分布。事实上，这时的 B 可写为

$$B = B_\infty e^{p^* t} + R(t),$$

其中 p^* 可由特征方程(3)求得，且 p^* 是方程(3)中 p 的唯一实数解。当 t 较大时，余项 $R(t)$ 与 $e^{p^* t}$ 相比较，$R(t)$ 较小，且常数 B_∞ 可由(4)式求得。

练　习

1. 运用 Laplace 变换从方程(1)的形式解中导出特征方程。导出此形式解并写出特征方程的推导过程。
2. 因为通常 p^* 很小，因此往往可以用 $e^{-p\mu}$ 在 $p = 0$ 处的 Taylor 展开式来代替方程(3)中的 $e^{-p\mu}$，并且可以忽略 p^3 项和更高阶项而求得 p^* 的近似值。用这种方法可以得到 p^* 的近似值计算公式。

问题研究　这里我们所研究的问题是用给定的繁殖率、寿命表和初始年龄分布来确定内禀增长率、稳定的年龄分布，并预测在将来两个特定的时期人口分布的情况。根据人口统计的惯例，我们以 5 年为时间单位给出有关数据。即假设在每一个 5 年的时间期间内，所取的有关数据都近似地看作是常数。例如，由表 1 的数据，我们可以确定

$$l(a)=\begin{cases}0.76 & 0\leqslant a<5\\ 0.72 & 5\leqslant a<10\\ 0.69 & 10\leqslant a<15\\ 0.65 & 15\leqslant a<20\\ \vdots & \vdots\end{cases}$$

对于以上近似值的积分可简化为有限和的形式。

从表 2 可以看出：表 2 中的第 2 列给出了初始人口的年龄分布，第 3 列给出了繁殖率。

表 2

年龄区域	初始人口中女性的人数($\times 10^3$)	平均每个妇女生孩子的数量
[0,5)	105	0
[5,10)	100	0
[10,15)	905	0.004
[15,20)	805	0.298
[20,25)	650	0.732
[25,30)	560	0.512
[30,35)	565	0.297
[35,40)	620	0.157
[40,45)	635	0.045
[45,50)	580	0.002
[50,55)	535	0
[55,60)	465	0
[60,65)	405	0
[65,70)	300	0
[70,75)	210	0
[75,80)	135	0
[80,85)	65	0
[85,90)	15	0

(a)确定内禀增长率。用以上习题 2 导出的公式可求得初步的近似值。(在数值分析中一个有义意的问题就是运用 Newton 方法来解 p 的特征方程。有关 Newton 方法和其他方法的讨论见[4. 第

3 章])。

(b)运用方程(4)来求稳定年龄分布。(对于每一时刻 t,首先必须求 $h(t)$,然后计算(4) 式中的积分值。虽然这在计算上没有什么难度,但是其计算工作量却是相当大的。)

(c) 确定 $f(a,5)$ 和 $f(a,10)$。

4. 人口数量的波动

在自然现象中,振荡是相当普遍的一种现象。例如在外力作用下离开平衡位置的弹簧的运动,在周期性外力作用了一段时间后盆中的水的运动,它们的最后状态均恢复到平静。这些都是振荡的例子。在某种条件下,人口数量的变化也呈现出一种振荡的现象。这一节中,我们将对这种波动的现象进行讨论。有关更详细的讨论及其在社会与经济问题中的应用可参见[6]。

4.1 Bernardelli 波

在一些种群中,例如象 13 年蝉和 17 年蝉这样的昆虫种群,其繁殖期限制在一个很短的时间期间内。对于这种情况,前面所述的基本的分析可能都毫无用处。因为繁殖函数可能不再是分段连续的。对于这种情况就要通过考虑一个比以前所讨论的繁殖函数更具有普遍性的繁殖函数的例子来进行说明。

假设

$$m(a) = \sum_{j=1}^{k} m_j \delta(a - a_j),$$

其中 m_j 是正的常数,δ 表示 Diracδ 函数(Diracδ 函数是一个广义函数,被积函数包括它本身作为一个部分,它通过一个积分值来表示。即如果 g 是连续函数,则

$$\int_{-\infty}^{+\infty} \delta(x - x_0) g(x) \mathrm{d}x = g(x_0). \qquad (6)$$

在严格的数学背景下描述广义函数是较困难的。虽然我们可以用以下文字和表达式来描述 δ 函数：当 $x \neq 0$ 时 $\delta(x) = 0$，且有 $\delta(0) = \infty$. 显然，我们不能通过对每一实数 x 给出 $\delta(x)$ 的值来描述 δ 函数，尽管如此，δ 函数的概念却是很简单的。我们可以把 δ 函数看作是“突出”被积函数在某点处值的一种方法，例如(6) 式中的点 x_0 处的值。因此可以说积分的值仅与被积函数在某点处 $x = x_0$ 的值有关。)

以上所描述的繁殖函数表示年龄为 a_j 的个体繁殖的情况。为了简单起见，设 $a_j = j\alpha$，其中 α 是繁殖间隔。用这个净繁殖函数代入更新方程得：

$$B(t) = h(t) + \sum_{j=1}^{k} m_j B(t - j\alpha) H(t - j\alpha),$$

其中 H 是 Heaviside 函数

$$H(x) = \begin{cases} 0, & x < 0, \\ 1, & x > 0. \end{cases}$$

因此在 t 时刻出生的所有个体在时刻 $t + \alpha$ 将繁殖 m_1 个后代，在时刻 $t + 2d$ 将繁殖 m_2 个后代，如此类推。对应于净繁殖函数的特征方程为：

$$1 = \sum_{j=1}^{k} m_j e^{-pj\alpha}. \tag{7}$$

令 $v = e^{-p\alpha}$，则有

$$1 = \sum_{j=1}^{k} m_j v^j. \tag{8}$$

以上方程右端是一个简单的 v 的多项式，且 v 的系数为正。当 $v = 0$ 时，该多项式为零，且当 $v = 0$ 时，该多项式的前 k 阶导数均为正。并且我们只关心 $v > 0$ 时的情况(注意 $v = e^{-p\alpha}$)，我们可以得到以下结论：对于 $v > 0$，方程(8) 有唯一一个解 v^*. 因此

$$p^* = -(1/\alpha)\log v^*$$

满足方程(7)。然而与第二节中的情况相比较，因为对于任何整数

n，都有 $e^{2\pi in}=1$，所以以下数值

$$p^*+(2\pi in/\alpha),n=\pm 1,\pm 2,\cdots,$$

也是特征方程(7)的解。在这种情况下，与 e^{p^*t} 相比较，类似于(2)式中余项 R 的因素就不一定是可忽略的了。

例如，考虑 $k=1$ 时的特殊情况。设有一个种群，当该种群中的个体年龄到达 α 时仅繁殖一次。对于这种情况的更新方程就是：

$$B(t)=\begin{cases}h(t), & 0\leqslant t<\alpha,\\ m_1B(t-\alpha), & \alpha\leqslant t.\end{cases}\tag{9}$$

这说明，当 $0\leqslant t<\alpha$ 时

$$B(t+N\alpha)=m_1^Nh(t).$$

如果 $m_1=1$，即每一个雌性在年龄 α 时恰好复制了一次自身。所以在每一个时间长度为 α 的期间内，该种群的增长率均为 h，事实上有

$$b(t+N\alpha)=h(t),\qquad 0\leqslant t<\alpha,$$

即增长率是时间 t 的周期函数，其周期为 α. 如果 $m_1<1$(或 >1)，则增长率就象波动一样变化，其波长为 α. 而当 $t\to\infty$ 时，增长率将趋近于零(或 ∞)。

如果增长率是周期性的或近似于周期性的函数，则把这种现象叫做种群数量的波动。值得注意的是增长率的波长(或周期)与繁殖的年龄是相同的。关于这种特性我们将会在以后更一般的情况中看到。

以上所研究的例子与 Bernardelli 在 1941 年研究所得到的方程(1)是类似的(见[8. P. 200])。当时 Bernadelli 在证明过程中运用了一个离散(矩阵)模型。特别是他证明了以下的结论：如果把人口的生育期集中于某一段年龄区间里，就有人口数量波动的现象出现。由此，我们把通过严格限制生育周期而得到的增长率的波动现象称之为 Bernadelli 人口波。

以上描述的繁殖函数是一个非常特别的例子。虽然用这个函

数可以描述某些昆虫种群的繁殖情况，但是它并不能反映大多数生物繁殖的情形。然而，正是根据这个繁殖函数，我们才能够通过一举反三在更多的实际模型中了解种群数量波动的情况。在下一节里我们将继续讨论这个问题。

练　习

3. 详细证明方程(8) 有唯一解 $v^* > 0$.
4. 对于 $m_1 > 1, m_1 = 1$ 和 $m_1 < 1$ 三种不同的情况，选择不同的函数 h，并分别画出方程(9) 中函数 B 对应于这几种不同情况的图形。

问题研究　建立有关女性人口的动态离散模型，重复 Bernardelli 的分析过程(见[8]和[5]中的第2和第3章])。提示：设 $(n_0, n_1, \cdots, n_N)$ 表示年龄分别在以下区域

$$[0, a_1), [a_1, a_2), \cdots, [a_N, a_{N+1}),$$

中的人口数。以上这些区间的长度等于一个生育期间的长度。取这些年龄区间的长度作为时间单位，设 li 是年龄在区间 $[a_i, a_{i+1})$ 中存活一个时间单位的个体的比例，b_i 表示个体在年龄区间 $[a_i, a_{i+1})$ 内的生育能力。

因此，如果用 $(n'_0, n'_1, \cdots, n'_N)$ 来表示某一时间单位以后的人口数量，则有

$$n'_0 = b_0 l_0 n_0 + b_1 l_1 n_1 + \cdots + b_N l_N n_N$$

$$n'_1 = l_0 n_0,$$

$$n'_2 = l_1 n_1,$$

$$\cdots,$$

$$n'_N = l_{N-1} n_{N-1}.$$

我们可以不再考虑那些年龄在 $[a_N, a_{N+1})$ 中的人的情况。

用矩阵的形式可以把以上方程组表示为更简洁的形式，即：

$$\begin{bmatrix} n'_0 \\ n'_1 \\ n'_2 \\ \vdots \\ n'_N \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} b_0 & b_1 & \cdots & b_{N-1} & b_N \\ l_0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & l_1 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & l_{N-1} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_0 \\ n_1 \\ n_2 \\ \vdots \\ n_N \end{bmatrix};$$

如果令

$$\boldsymbol{n} = \begin{bmatrix} n_0 \\ n_1 \\ \vdots \\ n_N \end{bmatrix}, \boldsymbol{n}' = \begin{bmatrix} n'_0 \\ n'_1 \\ \vdots \\ n'_N \end{bmatrix} \text{且} \mathscr{L} = \begin{bmatrix} b_0 & \cdots & b_N \\ l_0 & \cdots & 0 \\ \vdots & & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 \end{bmatrix}$$

则以上方程组可写为 $\boldsymbol{n}' = \mathscr{L}\boldsymbol{n}$. 经过两个时间单位以后就有

$$\boldsymbol{n}'' = \mathscr{L}\boldsymbol{n}' = \mathscr{L}^2\boldsymbol{n},$$

如此类推。由于 *P. H. Leslie*[8]通过对以上模型的系数矩阵进行分析而得出了以上方程组解的几个性质，因而导出了 *Lotka* 的离散模型理论。

取 $b_0 = b_1 = \cdots = b_{N-1} = 0$ 且 $b_N > 0$，不用作大量的分析就可以得到 Bernardelli 所描述的情况。事实上有

$$n'_0 = b_N n_N, n''_0 = b_N n'_N = b l_{N-1} n_{N-1},$$

如此类推，经过 $N+1$ 个时间单位后，

$$n_0^{(N+1)} = (b_N l_{N-1} \cdots l_0) n_0.$$

以上方程是方程(a)的离散形式。如果 $b_N l_N \cdots l_0 = 1$，则经过 $N+1$ 个时间单位的繁衍生育之后，其人数仍然等于最初时的人数，即增长率是一个周期函数。

4.2 人口波近似于 Bernardelli 波

把 Bernardelli 波看作人口数量波动的一种极限形式，这对我们的研究是很有帮助的。作为一个特例，我们考虑对净繁殖函数稍作修改后的情况。例如，设

$$m_\Delta(a)=\begin{cases} m/\Delta, & \alpha-\Delta<a<\alpha,\\ 0, & \text{其他,}\end{cases}$$

其中 Δ 是一个较小的常数且为正。可以证明，当 $\Delta\to 0$ 时，则函数 $m_\Delta(a)$ 的性质就越来越接近于广义函数 $m\delta(a-\alpha)$ 的性质。这样，繁殖不仅可以在年龄 α 时进行，而且也可以在年龄 α 以前的一段短时间内进行。在这种情况下，$m_\Delta(a)$ 随 $\Delta\to 0$ 而趋近于 Bernardelli 波。

在继续以上的讨论之前，我们应当先考虑这样一个问题：对净繁殖函数 m 作这样的修改之后会对 B 产生什么样的影响？B 是不是仍然是周期函数或者近似于周期函数？其波长是多少？

继续以上的分析，我们可以发现这种情况对应的特征函数为

$$1=\frac{m}{\Delta}\int_{\alpha-\Delta}^{\alpha}e^{-p\alpha}da=\frac{m}{p\Delta}e^{-p\alpha}[e^{p\Delta}-1].$$

当 $\Delta=0$ 时，由 *Bernardelli* 现象及结论有

$$1=me^{-p_0\alpha},$$

从而可以得到：

$$p_{0,n}=\frac{1}{\alpha}\log m+\frac{2\pi in}{\alpha},n=0,\pm 1,\pm 2,\cdots.$$

我们希望对于 $\Delta>0$ 的情况，其对应的特征方程的解从某种意义来说有近似等于上述这些值的结果。（这一结论可由隐函数定理来证明。）

运用以上这些值作为出发点，我们可以用 *Taylor* 公式来确定当 $\Delta>0$ 时特征方程的某些特征根。给定 n 的一个值，求具有以下形式

$$p_n=p_{0,n}+\Delta p_{1,n}+(\Delta^2/2)p_{2,n}+\cdots$$

的解（特征根）。

将以上表达式代入特征方程，并把代入后方程两边 Δ 的各项同次幂等同起来，经过较长和复杂的计算之后得到：

$$p_{1,n} = -(p_{0,n}/2\alpha)$$

$$p_{2,n} = c + id,$$

式中的 c 和 d 都具有很复杂的表示式。

如果 $m = 1$，则计算就较容易。这时有

$$p_{0,n} = \frac{2\pi in}{\alpha}$$

$$p_{1,n} = -\frac{2\pi in}{2\alpha^3},$$

$$2p_{2,n} = -\frac{\pi^2 n^2}{\alpha^5} + i\frac{\pi n}{\alpha^3}.$$

因此

$$p_n = -\frac{\pi^2 n^2}{2\alpha^5}\Delta^2 + 2\pi in\left[\frac{1}{\alpha} - \frac{1}{2\alpha^2}\Delta + \frac{1}{4\alpha^3}\Delta^2\right] + E,$$

其中误差项 E 是 *Taylor* 级数中 Δ 的三次幂项以及更高阶项。以上表达式包含了大量的信息。在继续进行我们的讨论之前，我们可以将以上表达式中的误差项 E 忽略。实际上当 n 的值较小时，误差项与 Δ^3 是同阶无穷小量，而当 $\pm n$ 的值较大时，p_n 的实部也较大且为负数。这时在解中，p_n 的实部起着决定性的作用。

对应于 $b(a)l(a) = m_\Delta(a)$，更新方程的解具有以下形式

$$B(t) = \sum_{n=-\infty}^{\infty} B_n \exp(p_n t), \bar{p}_n = p_{-n}.$$

应用 Euler 公式 $e^{a+ib} = e^a(\cos b + i\sin b)$ 以及 B 是实数的条件。(即 $B_n = \bar{B}_{-n}$，$\bar{B}_{-n}$ 是 B_{-n} 的共轭复数)，可知 B 可以表示为：

$$B(t) = \sum_{n=0}^{\infty} B_n \exp(t\mathrm{Re}\, p_n)\cos(t\mathrm{Im}\, p_n),$$

其中 $n > 0$ 时 $B_0 = B_0$，$B_n = 2B_n$，Re p_n 表示 p_n 的实部，Im p_n 表示 p_n 的虚部。

根据以上表达式可知，p_n 的实部可以用来估测 $B(t)$ 的第 n 项对 $B(t)$ 的影响是使其增长或衰减，而其虚部则可以用于估测波动

的频率。正如前面早已注意到的，当 n 的值较大时，Re p_n 的值较大且为负数。因此当 n 的值较大且 t 不近似等于零时，$\exp(t\mathrm{Re}\ p_n)$ 的值就是比 1 小得多的数。

因此有

$$B(t) = B_0\exp(t\mathrm{Re}p_0)\cos(t\mathrm{Im}p_0) + B_1\exp(t\mathrm{Re}p_1)\cos(t\mathrm{Im}p_1) + \cdots.$$

由 p_0 的值和以上关于 p_1 的近似展开式得：

$$\mathrm{Re}\ p_0 = 0, \mathrm{Im}\ p_0 = 0(\text{注意 } m = 1)$$

$$\mathrm{Re}\ p_1 = -\frac{\pi^2\Delta^2}{2\alpha^5}, \mathrm{Im}\ p_1 = 2\pi\left[\frac{1}{\alpha} - \frac{1}{2\alpha^2}\Delta + \frac{1}{4\alpha^3}\Delta^2\right].$$

因此，

$$B(t) = B_0 + B_1\exp\left[-\pi^2 + \frac{\Delta^2}{2\alpha^5}\right]\cos\left[2\pi t\left(\frac{1}{\alpha} - \frac{\Delta}{2\alpha^2} + \frac{\Delta^3}{4\alpha^3}\right)\right] + \cdots, \tag{10}$$

上式清楚地表明了更新方程的解将非常缓慢地衰减(由于 Δ 趋近于零时，$\Delta^2 t$ 变化非常缓慢)，其波动的频率为$(1/\alpha) - (\Delta/2\alpha^2) + (\Delta^3/4\alpha^3)$. 上式中的系数 B_1 可以由下面公式

$$B_1 = \frac{\Delta\int_0^\infty h(t)e^{-p_1 t}\mathrm{d}t}{m\int_{\alpha-\Delta}^{\alpha} ae^{-p_1 a}\mathrm{d}a}$$

给出，由上面的分析可知，对 *Bernardelli* 情形稍作修改之后，其结果会导致为波动变化的增长率缓慢地衰减，且其波长近似地由下式给出

$$\left[\frac{1}{\alpha} - \frac{\Delta}{2\alpha^2} + \frac{\Delta^2}{4\alpha^3}\right]^{-1} \sim \alpha + \frac{\Delta}{2} + \cdots. \tag{11}$$

特别是当 $\Delta^2 t$ 是比 1 小得多的数时，更新方程的解就表现出周期性，而当 $\Delta^2 t$ 很大时，增长率就趋近于常数 B_0.

4.3 结论

Lotka 把种群的平均代(间)隔 T 定义为满足下式

$$e^{p^* T} = \int_0^\infty l(a)b(a)\mathrm{d}a$$

的值。在上式中，等号右边的积分叫做种群的净繁殖率(简写为 NRR)[7]，由净繁殖率可以计算出生的雌性后代的数量。根据 4.1 节中的公式有

$$NRR = \int_0^\infty m(a)\mathrm{d}a = \sum_{j=1}^{k} m_j, p^* = -\frac{1}{\alpha}\log v^*,$$

其中 v^* 定义为 $\sum_{j=1}^{k} m_j v^j = 1$ 的正根。因此有

$$T = \alpha(-\log \sum_{j=1}^{k} m_j)/\log v^*$$

由上式我们可知 T 与 α 成正比。事实上当 $k = 1$ 时，$T = \alpha$.

在 4.2 节中，我们有

$$NRR = \int_0^\infty m_\Delta(a)\mathrm{d}a = m, p^* = \frac{1}{\alpha}\log m.$$

所以可得

$$T = \alpha.$$

另一方面，在 4.1 节所讨论的情况中，我们得到的波长为 α，在 4.2 节所讨论的情况中算得波长则为 $\alpha + \Delta/2 + \cdots$. 这就表明在前面所考虑的例子中，种群数量波动的波长与平均代隔时间有着密切的关系。

对更具有一般性的净繁殖函数，可以继续进行上述分析。*Keyfitz* 和 *Flieger* 研究所得到的数据着重说明了：所列出的大多数种群的代隔时间[见 7. 第 7 章，表 7]非常接近于波长 $2\pi/y^*$

---

* 原文此处误为"($2\pi/y$ in their natation [7. ch. 16. end of table 8]"。——译注

(按其记号)见[7. 第 16 章,表 8 的末尾]。

因此,我们完全有理由认为:在相继的后代中,出生率的剧烈变化将以未来某一代隔时间的倍数重复出现。

练　习

5. 确定表达式 $p_{2,n}=c+id$ 中的 c 和 d.
6. 确定(11)式中 Δ^2 的系数。
7. 当 $\alpha=1, B_0=1, B_1=1, \Delta=0.01$ 时,画出由(10)式确定的函数 B 的图形。

问题研究　正如我们所知,在时间区间内种群数量的波动与平均代隔时间成正比。因此,为了在对种群的数量进行预测的过程中观察其波动的情况,我们就必须对几种预测方案进行计算(典型的例子如关于对时间长为 30 年的人口数量进行预测的情况)。这是我们的主要研究内容。

为了通过简单的计算来说明种群数量的波动情况,我们可以来考虑一个假设的昆虫种群。具体可考虑(到目前为此尚未发现的)5 年蝉。5 年蝉保持无繁殖能力的状态达 5 年之久以后,作为成虫只有 4 至 6 周的时间。因此,我们可以应用 4.2 节中的方法来进行分析。取 $\alpha=5, \Delta=0.15$. 设最初时的 5 年蝉所繁殖的幼虫数量可以用下式来描述

$$h(t)=\begin{cases} F/\Delta, & \text{当 } 5-\Delta \leqslant t \leqslant 5 \\ 0, & \text{其他} \end{cases}$$

假设最初时的每一组 5 年蝉 5 年后仅自我复制一次,即 $m=1$. 又设这种蝉虫以上述形式繁衍生存,延续了 1500 代。

这项研究的目的是为了描述这种 5 年蝉在繁殖 1500 多代中的动态情况。我们可以通过确定以下 B 的表达式中各项的值来对此进行了解:

$$B(t)=B_0+\sum_{n=1}^{\infty}B_n\exp(-\pi^2n^2\Delta^2t/2\alpha^5)\cos(2\pi nt(\frac{1}{\alpha}-\Delta\varphi)),$$

其中 $\varphi=(1/2\alpha^2)-(\Delta/4\alpha^3)$. 在以上级数中我们应保留多少项?我们可以只用级数的前两项来进行计算。但当 $n=2$ 和 $t=5\times 1500$(年) 时,上式中 e 的指数近似等于 -1.06,这 就表明上式的第二项含有因子 e^{-1}. 我们把这个因子 e^{-1} 看作是可忽略的。

注:如果要考虑一个实际的例子,我们可以研究 17 年蝉的情况,这时 $\alpha=17,\Delta=1/170$. 在这种情况中,为了达到相当的精度,我们就必须保留级数中的许多项。

回过来再看 5 年蝉的情况,我们将分析以下函数的情况

$$B(t)=B_0+B_1\exp\left(\frac{-\pi^2\Delta^2 t}{2\alpha^5}\right)\cos\left[2\pi t\left(\frac{1}{\alpha}-\Delta\varphi\right)\right].$$

(a) 确定 $\Delta\varphi$ 和系数 B_0 与 B_1.

(b) 研究当 $t=5N(N=1,\cdots,1500)$ 时的情形:

$$B(5N)$$
$$=B_0+B_1\exp[-\pi^2N(1.8\times 10^{-5})]\cos[2\pi N(1-5\Delta\varphi)].$$

(c)研究衰减的情况。这项研究是否有意义?繁殖了 1500 代之后的繁殖百分比是多少? 5 年蝉数 量的波动要多久才能消失?(值得注意的是,我们已经忽略了 B 的级数展开式中的 e^{-1} 阶项。)

(d)研究解的周期性。在前 1500 代的繁殖期间,以上方程的解是近似周期性的吗? 其回答是否定的。通过对以上模型的分析,我们还可以了解模型所描述的"节拍"现象。

为了便于了解,考虑下式

$$\begin{aligned}&\cos[2\pi N(1-5\Delta p)]\\&=\cos 2\pi N\cos(10N\pi\Delta\varphi)\\&=\cos(10N\pi\Delta\varphi),\end{aligned}$$

当 $N=1,2,\cdots$ 时,求以上函数的值。注意到所求的函数值都是 -1 与 $+1$ 之间的值。

应当进行讨论的有趣问题还有许多,主要是那些模型中没被考虑的性质,例如:

环境的变化对种群的数量有什么影响?

在繁殖期间有关种群的捕食方式是怎样影响种群数量动态发展状况的?

对于种群的数量来说,上述的影响当然是重要的。这些问题在[3]中都已有讨论。

参 考 文 献

[1] R. Bellman and K. L. Cooke, *Differential – Difference Equations*. New York: Academic, 1963.

[2] F. Hoppensteadt, *Mathematical Theories of Populations: Demographics, Genetics and Epidemics*. CBMS Vol. 20. Philadelphia, Society for Industrial and Applied Mathematics, 1975.

[3] F. Hoppensteadt and J. B. Keller, "Synchronization of perildical cicada emergences," *Science*, vol. 194, PP. 335 – 337, 1976.

[4] E. Isaacson and H. B. Keller, *Analysis of Numerical Methods*. New York: Wiley, 1966.

[5] N. Keyfitz, *Introduction to the Mathematics of Population*. Reading, Ma. Addison – Wesley, 1968.

[6] ——, "Population waves," *in Population Dynamics*, T. N. E. Greville, Ed. New York: Academic, 1972.

[7] N. Keyfitz and W. Flieger, *Population: Fats and Methods of Demography*. San Francisco, CA: W. H. Freeman, 1971.

[8] P. H. Leslie, "On the use of matrices in certain population mathematics," *Biometrika*, vol. 33, PP. 183 – 212, 1945.

[9] A. J. Lotka, "The stability of the normal age distribution," *Proc. Nat. Acad. Sci.*, vol. 8, PP. 339 – 345, 1922.

第 2 章

人口的增长——年龄结构模型

Robert E. Fennell*

1. 引　　言

本章我们所要考虑的问题是怎样预测未来人口的数量及人口的年龄分布规律。这里所提供的方法是有关人口增长规律研究的基本方法。这些方法来自于 P. H. Leslie 和 N. Keyfitz 的著作[5]、[3]。本章所使用的数学工具主要是大学本科水平的线性代数，此外还有非负矩阵的一些特殊性质。本章的练习对于所提出的模型及其预测的理解是必要的，有的练习还要求读者具有使用计算机和基本的计算机程序的设计能力。

在建立数学模型的工作中，最重要的问题是建立一套合理的概念体系。对于人口问题来说，虽然可以从许多不同的角度来进行研究，但是在这里我们将其当作按不同年龄分组的个体的集合。本章我们将把注意力集中在女性人口问题的研究上，如果在模型中需要同时考虑男性的情况，则需要对模型作一些必要的修改。我们的目的是建立一个描述人口增长规律的数学模型，而我们建模的

* Department of Mathematical Sciences. Clemson University, Clemson, SC29631.

出发点则是在假定每一个年龄组的出生率和死亡率都是确定的这一基础下进行的。

2. 一个例子

考虑一个没有移民迁入、与外界隔绝的部落，我们讨论的对象是年龄区间长为 15 年的各年龄组的人数，即年龄为 0—15、15—30、30—45、45—60 和 60—75 岁的各组人数。假设该部落中没有年龄大于 75 岁的人，并且只有第二和第三个年龄组中的人才能够进行生育。我们要对未来各年龄组的人数进行预测。上述的假设将大大简化计算过程，而且还可以保证每个年龄组中活着的人在每一个时间区间未进入下一个年龄组。

设 $W_i(t)$ 表示 t 时刻第 i 个年龄组的人数，$W_i(0)$ 是初始时刻人口的数量，且为已知量。我们的目的就是建立一个数学模型来描述人口数量向量

$$W(t)=\begin{bmatrix}W_1(t)\\W_2(t)\\W_3(t)\\W_4(t)\\W_5(t)\end{bmatrix},t=0,15,30,\cdots$$

的变化状态。

在 $t+15$ 时刻第一个年龄组的人口是由在时刻 t 到时刻 $t+15$ 这段期间内出生，并且能够活到时刻 $t+15$ 的人构成的，其人口数可由下式给出

$$W_1(t+15)=b_2W_2(t)+b_3W_3(t),$$

上式中的 b_2 和 b_3 表示相应的年龄组中的人在这一时期中所能生育且在该时期末仍然活着的孩子个数的平均数。

对第二至第五个年龄组，假设在 $t+15$ 时刻，第 $i(i=2,3,4)$

个年龄组的人数与 t 时刻时的第 $i-1$ 个年龄组的人数成正比。即对于 $i=2,3,4,5$，有

$$W_i(t+15)=S_{i-1}W_{i-1}(t),$$

其中 S_i 为存活率，它表示在 t 时刻第 i 个年龄组中的人到时刻 $t+15$ 时仍然活着的比例。为了预测未来的人口数量，我们假定出生率 b_2,b_3 和存活率 $S_i(i=1,\cdots,4)$ 均为常数。

采用向量矩阵的表示方法，这个增长模型可以表示为

$$W(t+15)=GW(t),t=0,15,30,\cdots,$$

其中

$$G=\begin{bmatrix}0 & b_2 & b_3 & 0 & 0\\ s_1 & 0 & 0 & 0 & 0\\ 0 & s_2 & 0 & 0 & 0\\ 0 & 0 & s_3 & 0 & 0\\ 0 & 0 & 0 & s_4 & 0\end{bmatrix}.$$

由此我们可以通过递推而得到以下确定人口增长的方程

$$W(15n)=G^nW(0),n=0,1,2,\cdots.$$

其中矩阵 G 称为增长矩阵或称射影矩阵。

练　　习

1. 讨论并评价上述例子中推导模型的假设。什么因素对出生率和死亡率有影响?
2. 考虑当 $b_2=1.5,b_3=1,s_1=0.98,s_2=0.96,s_3=0.93$ 且 $s_4=0.90$ 时的人口数量。设 $W_1(0)=1000,W_2(0)=900,W_3(0)=800,W_4(0)=700$ 且 $W_5(0)=600$，计算 $W(15n),n=1,\cdots;20$. 对每一个时间阶段和每一个年龄组，计算增长率 $W_i(t+15)/W_i(t)$，同时计算总人口数以及每一时间阶段末各年龄组的人数与总人数的百分比。

本章的附录中附有一个计算习题 2 的 Fortran 程序。这一习题说明了模型的这样一个特性：部落里的每一个人将以给定的概率

随时间从一个年龄组转移到下一个年龄组。在习题 2 中还引进了内禀增长率和稳定年龄分布的概念。读者可能已注意到：对于每一个年龄组，其增长率 $W_i(15(n+1))/W_i(15n)$ 随时间的增加而接近一个常数，而且每一年龄组中的人数与总人数的比例也随之接近于一个常数。

为了说明上述情况，我们可以把矩阵 G 划分为：

$$G = \begin{pmatrix} A & \tilde{O} \\ B & C \end{pmatrix}$$

其中

$$A = \begin{bmatrix} 0 & b_2 & b_3 \\ s_1 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 \end{bmatrix}^{*}, \qquad \tilde{O} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}^{**}$$

$$B = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & s_3 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}, \qquad C = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ s_4 & 0 \end{pmatrix}.$$

练　习

3. 证明

$$G^n = \begin{pmatrix} A^n & \tilde{O} \\ B_n & C^n \end{pmatrix}$$

其中 $B_n = \sum_{i=0}^{n-1} C^i B A^{n-1-i}$.

4. 证明 A 的特征方程 $\det(A - \lambda I) = 0$ *** 为 $\lambda^3 - s_1 b_2 \lambda - s_1 s_2 b_3 = 0$.

5. 证明矩阵 A^n 中的所有元素对某一正整数 n 均为正。记

$$\hat{W}(15n) = \begin{bmatrix} W_1(15n) \\ W_2(15n) \\ W_3(15n) \end{bmatrix}, W^*(15n) = \begin{pmatrix} W_4(15n) \\ W_5(15n) \end{pmatrix},$$

---

* 原文此处误为 $A = \begin{bmatrix} 0 & b_1 & b_2 \\ s_1 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 \end{bmatrix}$. —— 译注

** 原文此处误为 $\tilde{O} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$. —— 校注

*** 原文此处误为 $\det(a - \lambda I) = 0$. —— 译注

则有

$$\tilde{W}(15(n+1)) = A\tilde{W}(15n)$$

和

$$W^*(15(n+1)) = B\tilde{W}(15n) + CW^*(15n).$$

由此可知：$\tilde{W}(15n)$ 中的元素与 $W^*(15n)$ 的元素是无关的。因为假定第四和第五个年龄组中的人是不能生育的，所以第四和第五个年龄组不会影响到前三个年龄组中未来人口的增长。从而可知，总人口的增长情况可以用前三个年龄组中人口的增长来描述。

3. 非负矩阵的幂

对于前三个年龄组，我们有

$$\tilde{W}(15n) = A^n\tilde{W}(0),$$

由此可知：$\tilde{W}(15n)$ 的变化状态是由矩阵 A^n 随 n 增加而变化的特性来确定的。$\tilde{W}(15n)$ 的变化状态还可以通过矩阵 A 的下列代数特性来解释：

(1) 矩阵 A 有一个正的特征根 λ_1，λ_1 是矩阵 A 的特征方程的一个单根；

(2) 矩阵 A 有一个对应于 λ_1 的特征向量 $x^{(1)}$，且 $x^{(1)}$ 中每一个分量均为正；

(3) 对任一个分量非负的非零向量 x_0，都存在一个与 x_0 有关的正常数 C 使其满足以下关系式

$$\lim_{n\to\infty} A^n x_0/\lambda_1^n = C_1 x^{(1)}.$$

上式中的收敛是指按每个分量收敛。

矩阵 A 的性质可以由非负矩阵的一般理论推导出来。不过由于模型中的矩阵 A 具有特殊的形式，因此上述性质也可由基本概念而推知。

上述性质(1) 可由矩阵 A 的特征方程 $f(\lambda) = 0$ 推导出来(见习题4)。由于 $f(0) = -s_1s_2b_3 < 0$，且当 λ 趋于正无穷大时 $f(\lambda)$ 趋

于正无穷大，所以矩阵 A 至少存在一个正的特征值。由微积分中的方法还可得知矩阵 A 的特征方程仅有一个正根。对于更一般的情况由 Descartes 的符号规则描述了按 λ 的降幂排列的实数多项式的正根的个数（包括重根的个数）或是等于 $f(\lambda)$ 的系数正负号改变的次数或者等于这一次数减去一个偶数。

练　　习

6. 运用微分的方法证明矩阵 A 的特征方程仅存在一个正根，并验证 Descartes 的符号规则（其证明可见 Dickson 的书[2]）。

对应于特征值 λ_1 的特征向量 $x^{(1)}$ 必定满足以下方程组：

$$Ax^{(1)} = \lambda_1 x^{(1)}$$

上述性质(2)可以通过求解以上方程组而直接推得。

练　　习

7. 如果 $x^{(1)}$ 是对应于 λ_1 的一个特征向量，证明有 $x_2 = (s_1/\lambda_1)x_1$ 和 $x_3 = (s_2 s_2/\lambda_1^2)x_1$ 成立，其中 x_1, x_2 和 x_3 均为 $x^{(1)}$ 的分量。

由于 $x^{(1)}$ 的第一个分量 x_1 可以任意给定，置 $x_1 = 1$，则对应于 λ_1 的特征向量为

$$x^{(1)} = \begin{pmatrix} 1 \\ s_1/\lambda_1 \\ s_1 s_2/\lambda_1^2 \end{pmatrix}.$$

上述性质(3)的证明较为困难。我们可以根据下面有关随机矩阵的著名定理来证明这一性质。

定理　设 P 是一个非负的 $m \times m$ 矩阵，矩阵 P 的每一行的行和等于 1，且有某一正整数 n，使得 p^n 的所有元素均为正，则存在一个行向量 Z，Z 的所有分量均为正，且满足

$$\lim_{n\to\infty} P^n = eZ,$$

其中 e 是各分量均为 1 的列向量，且 Z 中各分量之和等于 1.

练　　习

8. 证明上面的定理(Roberts 的书[7] 中的第 292 页有该定理的证明)。

性质(3) 可以由以下推论导出。

推论　设 A 是一个 $m \times m$ 矩阵，矩阵 A 中的各元素均非负，且有一正整数 n 使得矩阵 A^n 中各元素均为正。假设 λ_1 是 A 的一个正特征值，且对应于 λ_1 的特征向量 $x^{(1)}$ 的分量均为正。则存在一个分量均为正的行向量 y 使得

$$\lim_{n\to\infty} A^n/\lambda_1^n = x^{(1)}y.$$

以上推论的证明可见书[1]。由于书[1]可能不容易查到，下面我们将详述上面推论的证明。

证明　设 D 是一个对角矩阵，且 D 的元素 $d_{ii} = x_i^{(1)}, d_{ij} = 0 (i \neq j)$。由于 $x^{(1)}$ 的分量均为正，因此 D^{-1} 存在且仍为对角矩阵，D^{-1} 对角线上的元素为 $1/x_i^{(1)}$. 又由 $D_e = x^{(1)}$，从而有

$$[D^{-1}(1/\lambda_1)AD]e = D^{-1}(1/\lambda_1)Ax^{(1)} = e.$$

因为向量 $[D^{-1}(1/\lambda_1)AD]e$ 的各分量即为矩阵 $D^{-1}(1/\lambda_1)AD$ 的行和组成的向量。所以矩阵 $D^{-1}(1/\lambda_1)AD$ 的每一行的和均为 1. 又因为 $[D^{-1}(1/\lambda_1)AD]^n = D^{-1}(1/\lambda_1^n)A^nD$，且由定理有

$$\lim_{n\to\infty} D^{-1}(1/\lambda_1^n)A^nD = eZ,$$

式中 Z 的分量均为正，从而当 n 充分大时，$[D^{-1}(1/\lambda_1)AD]^n$ 的各元素均为正。进而有：

$$\lim_{n\to\infty} (1/\lambda_1^n)A^n = D_eZD^{-1} = x^{(1)}y$$

且 $y = ZD^{-1}$ 的分量均为正。

以下我们就可以对性质(3) 进行证明了。对任一向量 x_0，由推

论可得

$$\lim_{n\to\infty} A^n x_0/\lambda_1^n = x^{(1)} y x_0,$$

记 $c = yx_0$ *，有

$$\lim_{n\to\infty} A^n x_0/\lambda_1^n = cx^{(1)}.$$

在上式中，只要 x_0 是分量均非负的非零向量，就有 C 为正。

至此我们已完成了性质(1)，性质(2) 和性质(3) 的证明。还有一个有趣的性质是：λ_1 是矩阵 A 的主要特征值，即如果 λ_i 是矩阵 A 的不同于 λ_1 的特征值，则有 $|\lambda_i| < \lambda_1$. 为了证明这一性质，可设 Z 是对应于 λ_i 的特征向量，由 $AZ = \lambda Z$ 可得 $A^nZ = \lambda_i^n Z$，从而有 $(1/\lambda_1^n)A^nZ = (\lambda_i/\lambda_1)^n Z$，根据以上推论就有

$$x^{(1)} yz = \lim_{n\to\infty} (\lambda_i/\lambda_1)^n Z.$$

因为上式的极限存在且 λ_1 是其特征方程的单根，故必有 $|\lambda_i| < \lambda_1$.

上述 λ_1 的这一特性有助于我们更好地理解性质(3) 的几何意义，下面的习题显示了这一点。

练　　习

9. 假设 λ_1，λ_2 和 λ_3 是矩阵 A 的相异的特征值，且有 $|\lambda_2| < \lambda_1$，$|\lambda_3| < \lambda_1$，而 $x^{(1)}$，$x^{(2)}$ 和 $x^{(3)}$ 分别是对应于 λ_1，λ_2 和 λ_3 的特征向量。又因对于任一向量 x_0，总可以表示为 $x_0 = C_1x^{(1)} + C_2x^{(2)} + C_3x^{(3)}$，其中 C_1、C_2 和 C_3 是适当的数，证明下式成立：

$$\lim_{n\to\infty} A^n x_0/\lambda_1^n = C_1 x^{(1)}.$$

有关矩阵 A 上述性质的解释可见[1] 中的引言部分。有关非负矩阵的性质更一般性的详细介绍，读者可参见 Marcus 和 Minc 的书[6]。

---

* 原文此处为“Note that c is positive whenever x_0 is nonzero with nonnegative components.” 与以下句子“在上式中只要 x_0 是分量均非负的非零向量，就有 C 为正。”重复，被认为是印刷错误，故不译出。—— 译注

4. 预测与方法

前面提到了总人口的增长情况是由前三个年龄组决定的，以下我们将对其进行分析。我们将通过对增长模型的下述两个基本性质的解释来分析。

性质 Ⅰ　人口最终以某一不变的速度增长。

性质 Ⅱ　人口的年龄分布随时间的增加而接近于一个固定的分布。

性质 Ⅰ 说明了对每个年龄组，比例 $W_i(15(n+1))/W_i(15n)$ 随着 n 的增大而趋近于某一个常数。关于人口增长的这一性质，我们可以由下面的简化模型：

$$\tilde{W}(15(n+1)) = A\tilde{W}(15n)$$

和前一节中的性质(3) 导出。即对任何非零的初始人口向量 $W(0)$，有

$$\lim_{n\to\infty}\tilde{W}(15n)/\lambda_1^n = \lim_{n\to\infty}A^n\tilde{W}(0)/\lambda_1^n = Cx^{(1)}$$

$P(15n)$ 表示第 n 个时间阶段末的前三个年龄组的总人数。对于 $i=1,2,3$，第 i 个年龄组的人数与前三个年龄组的总人数之比为 $\tilde{W}_i(15n)/P(15n)$. 因此有

$$\begin{aligned}&\lim_{n\to\infty}W_i(15n)/P(15n)\\ &= \lim_{n\to\infty}\frac{W_i(15n)/\lambda_1^n}{P(15n)/\lambda_1^n}\\ &= \frac{Cx_i^{(1)}}{Cx_1^{(1)}+Cx_2^{(1)}+Cx_3^{(1)}}\ *\end{aligned}$$

---

* 原文此处为 $\dfrac{Cx_i^{(1)}}{Cx_1^{(1)}+Cx_2^{(2)}+Cx_3^{(1)}}$，有误。—— 译注

$$= \frac{x_i^{(1)}}{x_1^{(1)} + x_2^{(1)} + x_3^{(1)}} *$$

式中 $x_1^{(1)}, x_2^{(1)}$ 和 $x_3^{(1)}$ 是 $x^{(1)}$ 的分量。由上式我们可知第 i 个年龄组的人数与前三个年龄组的总人数之比最终只与特征向量 $x^{(1)}$ 有关，因此我们把 $x^{(1)}$ 称为稳定的年龄分布。

练　　习

10. 应用简化模型具有性质 I 和性质 II 这一结论证明模型

$$W(15(n+1)) = GW(15n).$$

也有性质 I 和性质 II. 这里要注意的是由性质 I 可得到以下结果：如果 λ_1 大于 1，则每一年龄组人数的增加是无界的；而如果 λ_1 小于 1，则每一年龄组的人数最终将趋近于零。另外还应注意的是，极限年龄分布与开始时的人口数无关。

我们知道，对于总人口增长模型

$$W(15(n+1)) = GW(15n)$$

的分析可归诸于求解主特征值 λ_1 及对应的特征向量 $x^{(1)}$. 求解 λ_1 的问题就是求解一个多项式方程的一个正根，由前面所述我们已知该多项式方程只有一个正根。在本章的附录中附有用 Newton 方法求此正根的 Fortran 程序。此方法是通过迭代的步骤来逼近 λ_1. 因为进行迭代时，需要选取一个接近于 λ_1 的初始值。下面的结论[2]是非常有用的。

设 A 是第二节例子中所述的矩阵，且 m 和 M 分别是矩阵 A 的最小列和值和最大列和值，则有 $m \leqslant \lambda_1 \leqslant M$.

为了说明上述结论成立，设 e^T 表示列向量 e 的转置，且向量 e 的所有分量均为 1. 显然有 $e^T m \leqslant e^T A \leqslant e^T M$，这里不等式的含义是指对于不等号两边向量所对应的各分量不等式均成立。由于

---

* 原文此处为 $\frac{x_i^1}{x_1^{(1)} + x_2^{(2)} + x_3^{(1)}}$，有误。—— 译注

$Ax^{(1)} = \lambda_1 x^{(1)}$，因此有 $e^T Ax^{(1)} = e^T \lambda_1 x^{(1)}$，而 $x^{(1)}$ 的各分量均为正，故有 $me^T x^{(1)} \leqslant \lambda_1 e^T x^{(1)} \leqslant Me^T x^{(1)}$. 又因 $e^T x^{(1)}$ 是正数，故 $m \leqslant \lambda_1 \leqslant M$. 对于矩阵 A 的行和也有类似的结论。

前面我们已证明 了以下向量

$$x^{(1)} = \begin{pmatrix} 1 \\ s_1/\lambda_1 \\ s_1 s_2/\lambda_1^2 \end{pmatrix}$$

给出了一个稳定的年龄分布。

练　　习

11. 设 G 如习题 2 中所给定，计算内禀增长率 λ_1 和稳定的年龄分布 $x^{(1)}$. 用 $x^{(1)}$ 来逼近每一年龄组人数与总人数的百分比的极限值（见习题 10）。然后将该题的结果与习题 2 的计算结果进行比较。

12. 当内禀增长率等于 1 时，会有什么样的结论？这时稳定的年龄分布是什么？对于习题 2 的假设条件，确定使得内禀增长率 $\lambda_1 = 1$ 的出生率 b_2 和 b_3 的修正量。

5. 结　　论

虽然本章的分析是从一个特殊的例子着手的，然而这种分析的方法可应用于引言中所给出的概念模型。我们把人口按相等的年龄长度分组，并以这一年龄长度的倍数预测未来人口的增长。我们假定了出生率和死亡率是固定的，这是进行预测的基础。这一假设对于人口的长期预测来说，其合理性是有争议的。我们还假定了出生率和死亡率是已知的。对于这些可以从人口普查资料中得到的参数的讨 论，读者可以参阅 Keyfitz[3]和 Keyfitz，Flieger[4]，后者包括了美国在内（表 1—3）的七十个国家的人口统计资料。另外，这些参考文献中还包括了有关这一章中提出的模型的改进和扩展的讨论。

表1　1966年美国的女婴出生率
（出生的女婴人数/妇女的人数/年龄区间）[4]

年龄组	比率
5—10	0.00102
10—15	0.08515
15—20	0.30574
20—25	0.40002
25—30	0.28061
30—35	0.15260
35—40	0.06420
40—45	0.01483
45—50	0.00089

表2　1966年美国女性人口的存活率[4]

年龄组	比率	年龄组	比率
0—5	0.99670	45—50	0.97437
5—10	0.99837	50—55	0.96258
10—15	0.99780	55—60	0.94562
15—20	0.99672	60—65	0.91522
20—25	0.99607	65—70	0.86806
25—30	0.99472	70—75	0.80021
30—35	0.99240	75—80	0.69239
35—40	0.98867	80—85	0.77312
40—45	0.98274		

表 3　1966 年美国的女性人数(单位:千人)[4]

年龄组	人数	年龄组	人数
0—5	9,715	45—50	5,978
5—10	10,226	50—55	5,498
10—15	9,542	55—60	4,839
15—20	8,806	60—65	4,174
20—25	6,981	65—70	3,476
25—30	5,840	70—75	2,929
30—35	5,527	75—80	2,124
35—40	5,987	80—85	1,230
40—45	6,371	85 以上	694

练　习

13. 用表 1—3 中给出的有关美国女性人口的数据重做习题 1 和习题 11.

14. 推导有关美国男性和女性的年龄结构模型。方法之一是假设有关女性人口的模型成立,对于每一个出生的女婴对应地有一个出生的男婴,男性人口的存活率为常数。对于有移民迁移的情况模型应该怎样建立?

附　录

习题 2 的 Fortran 程序

```
C
C   THE ARRAY G IS INITALIZED WITH GIVEN RATE DATA
C   THE ARRAY WB IS INITALIZED WITH INITIAL POP. DATA
C   THE ARRAY W AND WC ARE WORKING ARRAYS
C   NL REPRESENTS THE NUMBER OF PERIODS CONSIDERED
C
C
1       DIMENSION G(5,5),W(5),WB(5),WC(5)
```

```
2       READ 1 NL
3  1    FORMAT(12)
4       READ 2,((G(I,J),J=1,5),I=1,5)
5  2    FORMAT (5F10.5)
6       READ 2,(WB(I),I=1,5)
7       PRINT 10
8  10   FORMAT('1','INITIAL GROWTH MATRIX')
9       DO 3 I=1,5
10  3   PRINT 11,(G(I,J),J=1,5)
11  11  FORMAT(' ',5F10.2)
12      PRINT 12
13  12  FORMAT(' ','INITIAL POPULATION OF AGE GROUPS')
14      PRINT 13,(WB(I),I=1,5)
15  13  FORMAT(' ',5F10.2)
16      DO 6 N=1,NL
17      DO 5 I=1,5
18      W(I)=0.0
19      DO 4 J=1,5
20  4   W(I)=W(I)+G(I,J) * WB(J)
21  5   CONTINUE
22      P=0.0
23      DO 30 I=1,5
24  30  P=P+W(I)
25      DO 31 I=1,5
26 WC(I)=W(I)/P
27  31  WB(I)=W(I)/WB(I)
28      PRINT 14,N
29  14  FORMAT ('0','PERIOD',13)
30      PRINT 19,P
31  19  FORMAT (' ','TOTAL POPULATION',F25.2)
    C
    C   W CONTAINS PROJECTED POPULATION FOR NEXT PERIOD
    C   WC CONTAINS POPULATION DISTRIBVTION
```

```
      C   WB CONTAINS GROWTH RATES FOR AGE GROVPS
      C
   32     PRINT 16,(W(I),I=1,5)
   33  16 FORMAT(' ','POPULATION OF AGE GROVPS',5F15.2)
   34     PRINT 21,(WC(I),I=1,5)
   35  21 FORMAT(' ','POPULATION DISTRIBUTION',5F15.5)
   36     PRINT 23,(WB(I),I=1,5)
   37  23 FORMAT(' ','GROWTH RATE FOR AGE GROVPS',5F15.5)
   38     DO 6 I=1,5
      C
      C   WB IS INITIALIZED FOR NEXT PERIOD
      C
   39  6  WB(I)=W(I)
   40     STOP
   41     END
```

应用 Newton 方法求多项式函数 $f(x)=a_3x^3+a_2x^2+a_1x+a_0$ 的根的 Fortran 程序

```
      C
      C   A3 A2 A1 A0 REPRESENT GIVEN COEFFICIENTS
      C
    1     READ 1,A3,A2,A1,A0
    2  1  FORMAT(4F10.5)
    3     PRINT 2,A3,A2,A1,A0
    4  2  FORMAT(' ','POLYNOMIAL COEFFICIENTS',4F10.5)
    5     X1=1.0
    6  10 X=X1
    7     F=A3*X**3+A2*X**2+A1*X+A0
    8     DF=A3*3*X**2+A2*2*X+A1
    9     X1=X-F/DF
   10     PRINT 3,X1
   11  3  FORMAT(' ','APPROX IMATE ROOT',F10.5)
   12     IF(ABS(X-X1).GT..0001)GOTO10
```

```
13      IF(F.GT..0001)GOTO10
14      STOP
15      END
```

解　答

1. 仍有许多问题尚未解答。例如，如何估计出生率和死亡率？当允许移民情况发生时，模型又会是什么样？把与环境、政治、社会和经济因素有关的出生率和死亡率都考虑到模型中去又会怎样呢？
2. （本习题对了解用模型来预测人口增长的情况是必要的。）在本题中，读者可以选择不同数值的出生率和死亡率。由于人口的极限增长率和人口的年龄分布与开始时的人口数是无关的，因此，非常有趣的是我们可以设定不同的初始人口数，采用相同的增长矩阵来求解。应用所给出数据可得增长率 $\lambda_1 = 1.455$ 和各年龄组的人数与总人数之比的分布(0.388,0.261,0.172,0.110,0.068)。
3. 用归纳法。
4. 注意规律性。如果模型包含大量的年龄组的话，这种规律性将帮助你找到答案。
5. 答案是 $n \geqslant 5$.
6. 有关方程理论的书均有 Descartes 的符号规则的证明。也可以通过对特征多项式导数的符号的分析来证明该题。
7. 容易求得此线性方程组的解。注意利用规律性。
8. 对于随机矩阵，这是一个基本的结论。本章末所列用的参考书中有其证明，大多数有关随机过程的书也有该结论的证明。
9. 读者肯定已知对应于不同特征向量的特征值是独立的。
10. 这一习题很重要。读者可以应用简化模型的结论和关系式 $W_i(t+15) = S_{i-1}W_i(t)$ 来考虑后面年龄组的情况。
11. 附录中有求 λ_1 的计算机 Fortran 程序。这对研究根 λ_1 相对于出生率和死亡率变化的灵敏度是有意义的。本题中 $\lambda_1 = 1.45487$.
12. 设 $b_2 + x$ 和 $b_3 + y$ 表示修正的出生率和死亡率，计算对应的新的特征方程。假设 $\lambda_1 = 1$ 是方程的根，可以求得点 (x,y) 是直线 $0.98x + 0.9408y = -1.4108$ 上的一点，且还有 $b_2 + x > 0$ 和 $b_3 + y > 0$. 因此使内禀增长率等于 1 的 x 和 y 有多种选择。
13. 该题要求把模型扩展为将人口划分为 18 个年龄组的情况（年龄区间的长度为 5 年）。对于年龄区间长度为 5 年的例子，以前的方法均可沿用。附录中的程序须稍作修改。在解特征方程和稳定年龄分布的过程中，应当注意习题 4 和习题

7 的结果的规律性。

14. 同时考虑男性和女性人口的模型可直接运用36 阶的增长矩阵。在模型中考虑移民迁入情况的方法之一是：假设任一时期内，迁入某一年龄组的移民人数与初始居民中该年龄组的人数成正比。

参 考 文 献

[1] E. J. Cogan etal,"Mathematical models", Dartmouth College Writing Group, Cominittee on the Undergraduate Program, Mathematical Association of America, 1958.

[2] L. E. Dickson, *New First Course in the Theory of Equations*. New York: Wiley, 1939.

[3] N. Keyfitz *Introduction to the Mathematics of Population*, Reading, MA: Addison—Wesley, 1968.

[4] N. Keyfitz and W. Flieger, *Population Facts and Methods of Demography*. San Francisco, CA: W. H. Freeman, 1971.

[5] P. H. Leslie," On the use of matrices in certain population mathematics", *Biometrika*, vol. 20, Part 3, pp. 183—212, 1945.

[6] M. Marcus and H. Minc, *A Surey of Matrix Theory and Matrix Inequalities*. Allyn and Bacon, 1964.

[7] F. S. Roberts, *Discrete Mathematical Models*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice—Hall, 1976.

教 师 参 考

在本章的备课过程中，我们所赞赏和推崇的方法就是要有信心去了解所发现的事情。在对线性代数的基本概念已有了解的前提下，除了习题 6 和习题 8 中的某些参考文献以外，这一章的内容是独立的。

本章的第 2 节给出了模型的一种简单的应用，第 2 节的习题 2 描述了用该模型预测人口增长的情况。习题 2 的结论是基本的。本章的第 3 节讨论了非负矩阵的性质。建议在第一遍阅读第 3 节时就能理解性质(1)，性质(2)和性质(3)，这样就可以继续阅读第

4 节和第 5 节。在第 4 节中，第 3 节的结果被用来解释习题 2 中的情况。在最后一节即第 5 节中，要求读者把模型运用于美国的女性人口的情况中。本章的附录中有求解习题 2 和习题 11 的 Fortran 程序，为了完成习题 12，则要对这些程序稍作修改。

目的 用线性代数的概念对一个基本的人口统计模型进行分析。

预备知识 线性代数的基本概念：基、特征值、特征向量、特征方程。基本的程序设计能力。

注 用一次课的时间就可以对模型及其预测作一个介绍。模型的理论分析涉及到了大学的线性代数课程中所学过的许多概念，因此在介绍模型的理论分析时则需要更多的时间。在本章，掌握矩阵的运算和性质，运用计算机求解多项式方程并进行矩阵乘法运算，还有理论证明推导及图书参考查阅工作等等，这些都是基本的要求。本章的附录还为教师提供了 Fortran 程序以作为参考。

第 3 章

生物种群增长的若干确定性模型与随机模型的比较

Helen Marcus—Roberts*

1. 引　言

许多年以来，哲学家们一直争论不休的一个问题就是把世界看作是基本确定的还是认为在自然发展的过程中存在偶然的因素。而对数学模型的建立来说，所面临的基本问题就是把事物看作是确定的还是随机的。然而模型的设计者在做此选择时并不需要在哲学上进行决择，我们可以通过事物的确定性来了解其基本的随机性，或通过事物的随机性来了解其基本的确定性。本章中，我们将通过从某些现象的确定性模型和随机模型中所获取信息的难易程度来进行比较和对照，同时通过给出每一阶段的确定性模型和随机模型交替地研究生物种群数量增长模型和增长复杂性的模型。在研究的过程中，我们将要对有关建立模型的工具和方法以及

* Department of Mathematics and Computer Science. Montclair State College. Upper Montclair, NJ07043.

有关生物种群增长的数学进行描述，这对我们了解本章是有帮助的。

本章的内容是这样安排的：第 2 节简要讨论模型建立的基本原理，第 3 节探讨概率母函数，第 4 节讨论单纯繁殖过程中微分方程组一般形式的推导，第 5 节给出了有关生物种群数量增长的模型。

2. 模型建立的基本原理

在对实际情况开始进行模拟之前，数学模型的设计者将面临各种各样的理论和实际问题的决择。下面我们将简要地讨论有关的三种决择。首先是仅用于一般预测目的的模型与一类其参数揭示了被考虑的实际现象的内在深刻意义的模型之间的决择。其次，正如我们在前面已提到的，也就是在确定性模型和随机模型之间进行选择。最后一种决择是在自然现象与描述这些现象的数学方法之间进行选择。下面我们将对这三种选择进行详细的讨论。

2.1 一般性预测模型与含有深刻意义的参数模型

模型的设计者可以建立用于一般性预测的模型，这类模型中的参数与正在研究的情况没有特别的联系。或者说，模型的设计者可以结合有关现象的假设来建立模型。显然，模型的用途将决定模型的类型。以下我们以在某一寄生体内疟原虫数量增长的模型作为一个例子来进行说明。疟疾曾是能够毁灭整个文明世界的最具破坏性的疾病之一。今天，在非洲，远东和中东仍有疟疾病发生的情况。简单地说，疟疾是由一种寄生虫引起的，这种寄生虫是由吮吸了被感染疟疫病的人血或动物血的蚊子所携带的。疟原虫在蚊子体内经过性繁殖并在蚊子再次吸血时把被感染(带有疟原虫)的血转换到正常人或动物的血液中。在人体血液中，疟原虫侵入红血

球并进行无性繁殖。在一个红血球中，一个单独的疟原虫就可以繁殖为 12 至 40 个新的疟原虫(其繁殖的数量根据疟原虫的种类而定)，从而导致红血球破裂释放出这些疟原虫。这样就使更多的红血球受到感染并且又重复以上过程。因此，红血球破裂的过程非常具有规律性。所有被感染的红血球大约第 48 或 72 小时破裂，其破裂时间间隔的长短与疟原虫的种类有关。这个规律是非常容易发现的，因为每隔 48 或 72 小时就会有发冷和发热的特征表现(这是当红血球破裂时蛋白质受到撞击的一种表现形式)。如果定期地取出血样，就能发现疟原虫数量的增加和减少。图 3.1 是表示疟原虫数量的图形，从图中我们可看到有许多高峰和低谷。在给定的某一天里，预测疟原虫数量的经典模型之一是γ函数，即 $y=cx^ae^{-bx}$，其中 x 表示所指定的那一天，y 表示疟原虫的数量，a,b,c 可根据数据* 估计得到。γ 函数是严格的单峰值函数，在图 3.1 中我们用虚线表示。运用γ 函数我们可以对疟原虫的数量作一个粗略的预测。除此之外，γ 函数的用处就不大了。(统计的拟合优度 x^2 表明γ 函数不是好的拟合函数。)

另一种近似模拟疟原虫增长的模型考虑了疟原虫生长过程中的循环特性。在这类模型中，参数是模型的一个重要部分。这种模型通过运用分枝过程对疟原虫的增长情况进行模拟。Marcus－Roberts 和 Roberts[7]首先进行了这种尝试。综上所述，在建模时，模型设计者必须详细地考虑模型的目的和用途，然后在上述两类模型之间作出选择。本章中，我们将要考虑的模型是模型中的参数与实际背景有明显联系的生物种群增长模型。

2.2 确定性模型与随机模型

生物种群增长的确定性模型是根据以下假设建立的：当给定

---

* a,b,c 按公式 $c=\bar{x}$(均值)，$b=s^2$(方差)，$a=\Sigma(x_i-\bar{x})^3/n$ 由矩估计而得到。

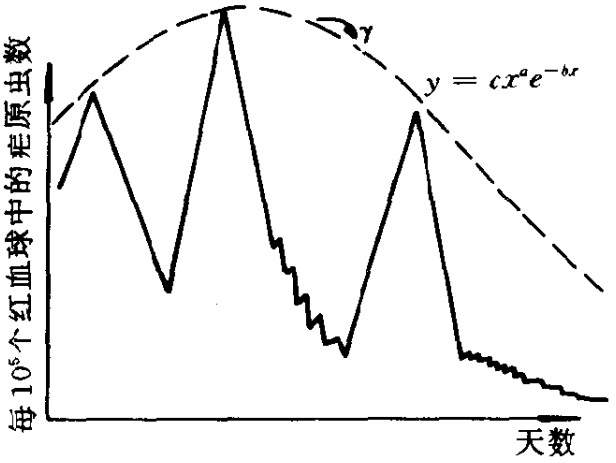


图 3.1　疟原虫数量的图形表示

了某种群在某一初始时刻的状态，就可以精确地预测出该种群未来的发展状况，也即该种群的增长情况。这类确定性的模型不允许有任何随机的波动。也就是说，对于一个特定的事件，例如小孩的出生，绝对肯定是会发生的。在确定性模型中，假定种群数量足够地大，且决定出生率与死亡率的因素是不变的，这样就使随机波动的效果可以忽略不计。在非常理想的条件下，对于庞大的种群，这种随机波动的影响是可以被忽略的。例如，如果我们对人体内数以百万计的细胞（红血球，或疟原虫）进行研究，那么几百个细胞所产生的影响就可以忽略不计了。

假设生物种群的增长是一个随机事件，也就是说，在给定的时间区间内，一个有机体（细胞或寄生虫）可以以一定的概率 p 繁殖，其中 $0 \leqslant p \leqslant 1$. 在以上基本假设的基础上我们可以建立增长的随机模型。绝对确定的事件是不存在的。我们可以通过在过程中考虑事件的偶然性和随机波动性，并将这种思想引进我们的模型之中。对于数量很少或数量经常变化的种群，考虑随机波动的影响是很有效的。

在图 3.2 中，我们通过图形来表示确定性模型与随机模型之

间的区别，并通过图形来说明我们常常看到的这样的现象。即确定性模型的解往往就等于随机模拟的期望值。因此，从某种意义上来说，随机模型的解比确定性模型的解提供给我们更多的信息（对此我们将在第 5 节中进行详细的讨论）。所以，许多模型设计者不论他们的世界观如何都认为随机模型更接近于实际的情况。另一方面，某些人求助于随机模型只是由于实际上他们还没有理解确定性过程的实际意义。在第 5 节中，我们将对种群简单增长的确定性模型和随机模型进行推广并将二者进行比较。

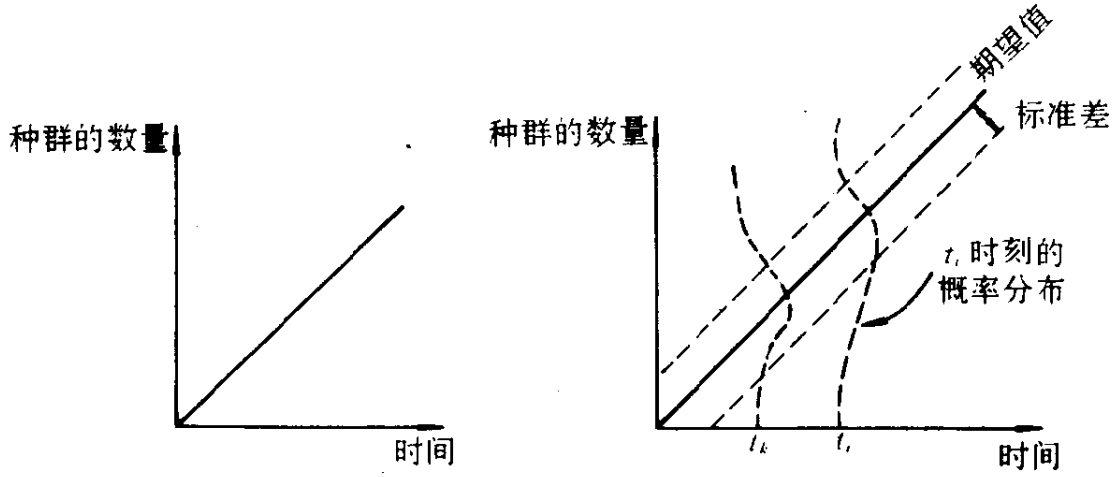


图 3.2　随机模型与确定性模型的图解表示

2.3　自然现象与数学的关系

描述生物变化过程（和非生物的现象）的许多模型的建立必须同时兼顾到生物现象与数学二者之间的差异。如果要用模型来反映生物演变过程的复杂性，那么我们就会发现，当模型设计得与自然现象越接近时，从数学的角度来看，模型就变得越来越难于掌握。（由于目前最先进的计算机以及计算方法，上述不利的情况有所改善。）对于太过于粗糙而失去了实际意义或导致了错误结论的模型，或是从数学角度上看来太过于复杂的模型，我们常常采用一种折衷的方法来进行处理。下面我们将通过对模型作越来越接近

于实际和越来越复杂的生物假设来阐述这一观点。

在第 5 节中，我们还将交替地介绍两种可以用来解答我们在前面所提到的模型中相同的数学问题的方法。求解模型的方法之一要求具备概率母函数的知识。因此，在第 3 节中，我们将对概率母函数及其运用作一个简单的介绍，并希望以前没有接触到这个内容的读者也会对此产生兴趣。

3. 概率母函数

3.1 定义和基本结论

定义 设 $a_0, a_1, a_2, \cdots$ 是一个实数数列。如果

$$A(s) = a_0 + a_1 s + a_2 s^2 + a_3 s^3 + \cdots$$

在某一区间 $-s_0 < s < s_0$ 内收敛，则称 $A(s)$ 为数列 $\{a_j\}$ 的母函数。

有两点应当注意：(1) s 只是一个哑元（或指示变量），实际上只要注意 s 在上式中的位置即可；(2) 如果数列 $\{a_j\}$ 有界，则 $A(s)$ 至少在 $|s|<1$ 上是收敛的。以下我们来考虑两个例子。

(a) 设数列 $\{a_j\}$ 为 $1, 1, 1, \cdots$。如果 $|s|<1$，则

$$\begin{aligned} A(s) &= 1 + 1 \cdot s + 1 \cdot s^2 + 1 \cdot s^3 + \cdots \\ &= 1 + s + s^2 + s^3 + \cdots \\ &= \sum_{i=0}^{\infty} s^i \\ &= \frac{1}{1-s}. \end{aligned}$$

因此数列 $1, 1, 1, \cdots$ 的母函数是 $1/(1-s)$.

(b) 设 $a_0 = 1, a_1 = 1/1!, a_2 = 1/2!, a_3 = 1/3!, \cdots, a_k = 1/k!, \cdots$，则

$$A(s) = 1 + \frac{1}{1!}s + \frac{1}{2!}s^2 + \frac{1}{3!}s^3 + \frac{1}{4!}s^4 + \cdots = e^s.$$

一种非常有趣的特例是数列$\{a_j\}$的各元素均为概率的情况。显然这种概率分布组成的数列是有界的。假设X是一个取值为0，1，2，…的离散随机变量，对应的概率为：$p_j = p_r[X=j]$. 则称母函数

$$P(s) = \sum_j p_j s^j$$

为概率母函数。注意到$p(s)=E[s^X]$，因此对应的概率分布列是由$P(s)$唯一确定的，即已知$P(s)$，则可以确定概率$P_r[X=j]$.

在第4节中我们将可以知道，在概率$P_r[X=j]$未知的情况下，从一组假设着手可求得概率母函数。由于概率母函数可以唯一地确定一个概率分布列，因此，我们可以用概率母函数来求随机变量的概率分布列以及均值和方差等等。特别地给定了一个概率母函数，我们可以导出以下结论。

(a)

$$\frac{1}{j!}\frac{\mathrm{d}^j P(s)}{\mathrm{d}s^j}\bigg|_{s=0} = p_j = P_r[X=j].$$

上式的证明将留给读者自己去完成，这是本节末的习题1. 上式的意义在于，对于一个离散分布，如果已知概率母函数，就可求得其概率分布。而两个不同的分布不可能有相同的概率母函数。

(b)要证明$\{P_j\}$是概率分布列这一结论，只需证明$P(1)=1$，因为

$$\begin{aligned} P(1) &= \sum_{j=0}^{\infty} P_r[X=j]s^j\big|_{s=1} \\ &= \sum_{j=1}^{\infty} P_r[X=j] \\ &= 1 \end{aligned}$$

(c)通过对概率母函数求导，易得均值μ和方差σ^2.

$$P'(1) = E(X) = \mu. \tag{1}$$

$$P''(1) + P'(1) - (P'(1))^2 = E[(X-\mu)^2] = \sigma^2. \tag{2}$$

证明

$$P'(s)|_{s=1} = \left.\frac{dP(s)}{ds}\right|_{s=1} = \sum_{j=0}^{\infty} P_r[X=j]s^{j-1}j|_{s=1}$$

$$= \sum_{j=0}^{\infty} P_r[X=j]j$$

$$= E[X]$$

$$= \mu.$$

((2)式的证明将留给读者自己去完成,这是本节末的习题 2.)

3.2 某些重要概率分布的概率母函数

对应以下各概率分布,我们将要确定其概率母函数,并且将通过例子来介绍概率母函数的运用。

3.2.1 二项分布

二项分布就是满足以下条件的分布:

(1)在完全相同的条件下重复 n 次试验(n 次完全相同的试验);

(2)试验是独立进行的;

(3)试验结果分为成功[s]或失败[F]两类;

(4)$P_r[s]=p$,p 是常数,且 $P_r[F]=1-p=q$.

我们感兴趣的是确定在 n 次试验中 k 次成功的概率 $P_r[X=k]$. 我们有

$$P_r[X=k] = \binom{n}{k} p^k q^{n-k}.$$

$\left(\text{注意到}\sum_{k=0}^{n}\binom{n}{k}p^k q^{n-k}=(p+q)^n=1^n=1.\right)$,其概率母函数为:

$$P(s)=\sum_{k=0}^{n}\binom{n}{k}p^kq^{n-k}s^k$$

$$=\sum_{k=0}^{n}\binom{n}{k}(ps)^kq^{n-k}$$

$$=(ps+q)^n.$$

运用概率母函数，我们来确定 $P_r[X=2]$，因为

$$\frac{1}{2!}\frac{\mathrm{d}^2P(s)}{\mathrm{d}s^2}=\frac{1}{2!}\frac{\mathrm{d}^2}{\mathrm{d}s^2}[(ps+q)^n]$$

$$=\frac{1}{2!}\frac{d}{ds}[n(ps+q)^{n-1}p]$$

$$=\frac{n(n-1)}{2!}(ps+q)^{n-2}p^2.$$

因此得

$$\frac{1}{2!}\frac{\mathrm{d}^2P(s)}{\mathrm{d}s^2}\bigg|_{s=0}=\frac{n(n-1)}{2!}(p\cdot 0+q)^{n-2}p^2$$

$$=\frac{n(n-1)}{2!}q^{n-2}p^2$$

$$=\binom{n}{2}p^2q^{n-2}$$

显然用同样的方法可以求 $P_r[X=k]$，$k=0,1,\cdots,n$. 对于求解二项分布的均值可先对 $p(s)$ 求导，即

$$P'(s)=\frac{d}{ds}(ps+q)^n=n(ps+q)^{n-1}p$$

然后计算 $s=1$ 时 $P'(s)$ 的值，也就是

$$\mu=P'(1)=n(p+q)^{n-1}p=n\cdot 1^{n-1}\cdot p=n\cdot p.$$

事实上，在二项试验中，其成功的均值为 np 是众所周知的。

为了求二项分布的方差，必须计算 $P''(1)+P'(1)-\{P'(1)\}^2$ 的值，首先求 $P''(1)$：

$$P''(1)=\frac{d^2}{ds^2}(P(s))\Big|_{s=1}=\frac{d}{ds}(n(ps+q)^{n-1}p)\Big|_{s=1}$$

$$=n(n-1)(ps+q)^{n-2}p^2|_{s=1}$$

$$P''(1)=n(n-1)(p+q)^{n-2}p^2=n(n-1)p^2.$$

然后由下式计算方差

$$\begin{aligned}\sigma^2&=n(n-1)p^2+np-(np)^2\\&=n^2p^2-np^2+np-n^2p^2\\&=np-np^2\\&=np(1-p)=npq.\end{aligned}$$

当然二项分布的方差为 npq 也是大家已经知道的结论。

3.2.2 Poisson 分布

Poisson 分布是计算某一事件在某一时间或空间中出现次数的离散分布。事件出现的次数可以有无限多次，因此 $k=0,1,2,\cdots$（但是 k 的观察值通常是较小的）。利用 Poisson 分布可对某一空间或时间内随机事件发生的情况进行描述（例如，在伦敦上空出现炸弹的次数，田野里植物的空间分布以及某一工厂中意外事故的分布情况）。

Poisson 分布是用下式定义的，即

$$P_r[X=k]=\frac{e^{-\lambda}\lambda^k}{k!}.$$

有时我们又把 Poisson 分布称为二项式指数的极限，这是由于

$$\lim_{\substack{n\to\infty\\p\to0\\np\to\lambda}}\binom{n}{k}p^kq^{n-k}=\frac{e^{-\lambda}\lambda^k}{k!}.$$

Poisson 分布的概率母函数为：

$$P(s)=\sum_{k=0}^{\infty}\frac{e^{-\lambda}\lambda^k}{k!}s^k$$

$$=e^{-\lambda}\sum_{k=0}^{\infty}\frac{(\lambda s)^k}{k!}$$

$$= e^{-\lambda}e^{\lambda s}$$
$$= e^{\lambda(s-1)}.$$

运用 Poisson 分布的概率母函数，我们可以证明以下结论*：

(i) $P(1)=e^{\lambda(1-1)}=e^0=1$；

(ii) 由 $P'(s)=\lambda e^{\lambda(s-1)}$，有 $P'(1)=\lambda=E[X]=\mu$；

(iii) $P''(s)=\lambda^2 e^{\lambda(s-1)}$ 且 $P''(1)=\lambda^2$，因此有

$$\sigma^2 = P''(1) + P'(1) - (P'(1))^2 = \lambda^2 + \lambda - \lambda^2 = \lambda.$$

我们已知 Poisson 分布的均值和方差都等于 λ. 因此，由 Poisson 分布的概率母函数即可知，指数中$(s-1)$的系数就是 Poisson 分布的均值和方差。又由概率母函数的唯一性知，如果概率母函数为 $e^{5(s-1)}$，则对应的 Poisson 分布即为 $P_r[X=k]=e^{-5}5^k/k!$ 且其均值和方差等于 5.

(iv)读者可自己证明下式

$$\frac{1}{k!}\cdot\frac{\mathrm{d}^k P(s)}{\mathrm{d}s^k}\bigg|_{s=0} = \frac{e^{-\lambda}\lambda^k}{k!}$$

(此为本节末的习题 4.)

3.2.3 几何分布和负二项分布

我们经常也把几何分布和负二项分布称为等待时间分布。考虑一个试验，其成功的概率为 p，失败的概率为 $q=1-p$，且试验是独立进行的。我们感兴趣的是：在第 k 次试验中首次成功的概率，可用下面的图形来表示

试验	1	2	3	4	…	$k-1$	k
结果	失败	失败	失败	失败	…	失败	成功
			$k-1$				$(k=1,2,\cdots)$

如果我们用随机变量 X 来表示首次成功的试验，那么我们感兴趣

* 读者应该自己用定义来求均值和方差，此为本节末的习题 5. 从而我们可以了解用概率母函数来计算均值和方差比用定义计算要容易得多。

的问题是确定

$$Pr[X = k).$$

我们可导出：

$$Pr[X = k] = q^{k-1}p, k = 1,2,3,\cdots,$$

上式即为几何分布，其概率母函数为：

$$\begin{aligned} P(s) &= \sum_{k=1}^{\infty} q^{k-1}ps^k \\ &= ps\sum_{k=1}^{\infty} q^{k-1}s^{k-1} \\ &= ps\sum_{k=1}^{\infty} (q-s)^{k-1} \\ &= \frac{ps}{1-qs}. \end{aligned}$$

（读者可运用几何分布的概率母函数来求其均值 μ，方差 σ^2 和 $Pr[X=k]$。此为本节末的习题 6.）

几何分布的一种逻辑推广就是等待第 m 次成功的试验。我们来确定在第 $k+m$ 次试验时恰好成功第 m 次的概率。用图形可表示为：

试验　$\underbrace{1 \quad 2 \quad 3 \quad \cdots \quad m+k-1}_{m-1\text{ 次成功，}k\text{ 次失败}}$　$m+k$

.　成功

如果用随机变量 X 表示取得第 m 次成功的试验次数，由二项分布，我们可以通过统计前 $m+k-1$ 次试验中成功的次数来确定概率 $Pr[X=k+m]$。因此有

$$\begin{aligned} Pr[X = k+m] &= \binom{k+m-1}{m-1} p^{m-1}q^k p \\ &= \binom{k+m-1}{k} p^{m-1}q^k p \end{aligned}$$

$$= \binom{k+m-1}{k} q^k p^m,$$

其概率母函数为

$$P(s) = \sum_{k=0}^{\infty} \binom{k+m-1}{k} q^k p^m s^{k+m}$$

$$= \frac{(sp)^m}{(1-qs)^m}$$

(用 *Maclaurin* 展开式即可求得上式)。(读者可用概率母函数来计算 μ, σ^2 和 $Pr[X=k+m]$,此为习题 7.)

练　习

1. 用概率母函数

$$P(s) = \sum_{j=0}^{\infty} Pr[X=j]s^j$$

证明

$$\frac{1}{j!} \frac{d^j P(s)}{ds^j}\bigg|_{s=0} = Pr[X=j].$$

2. 用概率母函数的定义和 $E[X]=\mu$ 证明下式

$$E[(X-\mu)^2]$$

$$= \frac{d^2P(s)}{ds^2}\bigg|_{s=1} + \frac{dP(s)}{ds}\bigg|_{s=1} - \left(\frac{dp(s)}{ds}\bigg|_{s=1}\right)^2$$

$$= P''(1) + P'(1) - (P'(1))^2.$$

3. 由定义 $\mu = E[X] = \sum_{k=0}^{n} kPr[X=k]$ 和 $Var(X) = \sum_{k=0}^{n} (k-\mu)^2 Pr[X=k] = \sum_{k=0}^{n} k^2 Pr[X=k] - \mu^2$,推导二项分布的均值 μ 和方差 σ^2. 并把所得的结果与用二项分布的概率母函数所求得的 μ 和 σ^2 进行比较。

4. 给定 Poisson 分布的概率母函数 $P(s)=e^{\lambda(s-1)}$,证明下式成立

$$Pr[X=k] = \frac{1}{k!} \frac{d^k P(s)}{ds^k}\bigg|_{s=0}$$

5. 应用定义 $\mu = E[X] = \sum_{k=0}^{\infty} kPr[X=k]$,和 $\sigma^2 = Var[X] = \sum_{k=0}^{\infty} (k-\mu)^2 Pr[X=k] = \sum_{k=0}^{\infty} k^2 Pr[X-k] - \mu^2$,推导 Poisson 分布的均值 μ 和方差 σ^2. 并把所得的

结果与用其概率母函数所求的结果进行比较。

6. (a)用几何分布的概率母函数 $P(s)=sp/(1-qs)$

(1)求 $Pr[X=k]$,

(2)计算均值 μ,

(3)计算方差 σ^2.

(b)运用定义 $\mu=E[X]$和 $\sigma^2=E[(X-\mu)^2]$求 μ 和 σ^2. 并把此结果与(a)中所得结果进行比较。

7. 用负二项分布的概率母函数 $P(s)=(sp)^m/(1-qs)^m$ 重做习题 6.

4. 单纯繁殖过程中微分方程组一般形式的推导

在这一节中,我们将建立描述一般繁殖过程的随机模型。而在第 5 节中我们则要考虑繁殖过程中的一些特殊情况,并把随机模拟与确定性模拟的情况进行比较和对照。首先,设 $X(t)$表示时刻 t 的种群的数量,$X(t)$取值的大小是带有随机性的。用数学语言可描述为:$X(t)$是一个随机变量,$\{X(t);t\geqslant 0\}$表示一个随机过程。时间参数 t 是连续的实变量。而 $X(t)$则是对应于种群数量(非负整数)的离散型随机变量。在此我们主要关心的问题就是确定其概率分布:

$$p_n(t)=Pr[X(t)=n],n=0,1,2,\cdots$$

下面先介绍所要用到的一些记号。

1. $o(h)$是满足下式$\lim\limits_{h\to 0}o(h)/h=0$ 的量,也就是说,$o(h)$趋于零的速度比 h 趋于零的速度更快。

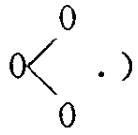
2. E_n 表示系统在某个 $t(t>0)$时刻恰好有 n 个个体出现的状态,即恰好有 n 个个体都出现在 0 到 t 区间的末端处。因此 $p_n(t)$则表示 t 时刻系统处于状态 E_n 的概率。

在对单纯繁殖过程的基本微分方程组进行推导时,我们总是

假设只有出生出现而没有死亡发生。也就是说种群数量的变化只有两种情况，或者增加或者保持不变。例如，某种细菌在生长初期的情况就是如此。虽然反映这类简单过程的模型没有广泛的应用性，但是为了对随机模拟和确定性模拟进行比较，我们将要用到这类简单的情况。在 5.4 节末的习题 39 中，我们将对在模型中如何引入死亡以及其他复杂因素的情况简要地进行讨论。

本节的随机模型是在以下几点假设条件的基础上建立的。

(1)如果种群处于状态 E_n，当种群的数量增加时，种群就从状态 E_n 直接进入状态 E_{n+1}.（这类变化过程的例子如二元分裂



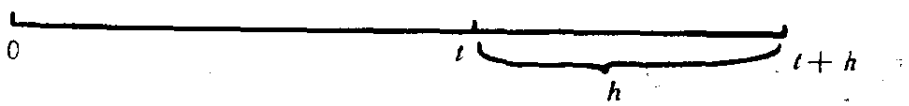
.）

(2)如果系统在 t 时刻处于状态 E_n，且 λ_n 表示系统处于状态 E_n 时种群的繁殖率，则在 t 到 $t+h$ 这段较短的时间内，种群内增加一个个体的概率为 $\lambda_n h+0(h)$.

(3)设系统在 t 时刻处于状态 E_n，则在 t 到 $t+h$ 这段较短的时间内，种群增加 $k(k>1)$ 个个体的概率是一个很小的量 $0(h)$。

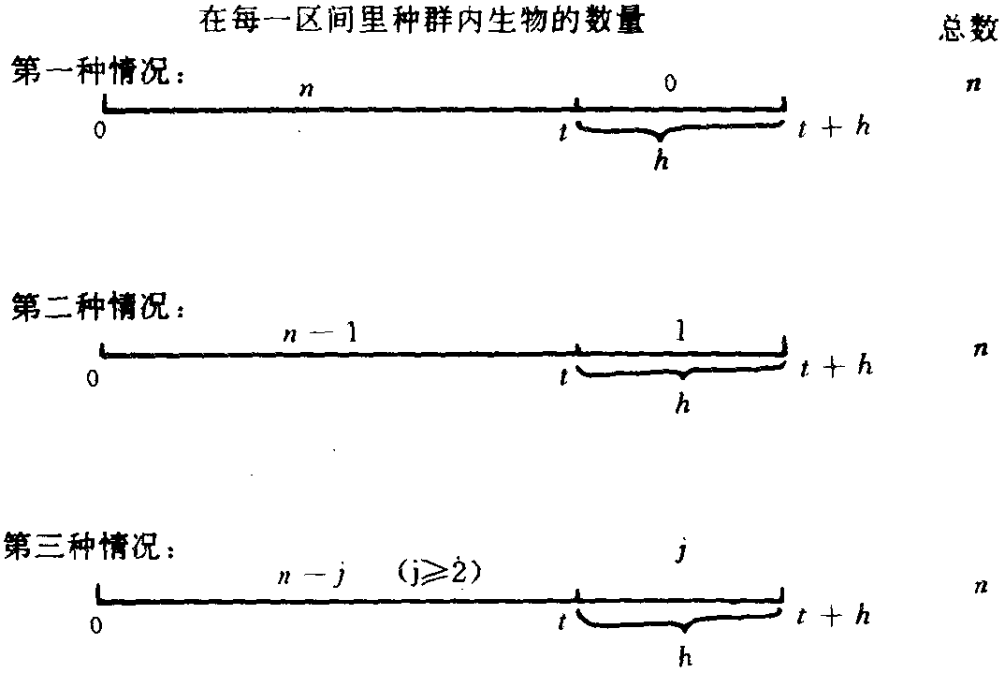
(4)假设在不相交的时间区间内的事件是相互独立的。

运用以上四点假设，我们可以确定 $p_n(t)$，即在 t 时刻种群的数量等于 $n(n>0)$ 的概率。为了便于问题的讨论，我们可以在两个相邻而不相交的时间区间 $(0,t)$ 和 $(t,t+h)$ 内考虑 $p_n(t)$。用以下图形表示时间区间 $(0,t)$ 和 $(t,t+h)$.



根据上图，我们可以考虑种群中的生物在时间区间 $(0,t)$ 和 $(t,t+h)$ 内可能出现的各种数量分布情况（$t+h$ 时刻种群的总数量等于 n），并用图将这些情况表示出来，见下图。（这里的 h 是一

个很小的量。）



在每一区间里种群内生物的数量

我们将问题归为以上情形是基于下述的因素：

(1)在不相交的时间区间内的事件是相互独立的。

(2)种群数量变化的过程是无后效的。即在第一种情况中，我们所关心的只是 t 时刻种群的数量等于 n，而不管 t 时刻以前的情况如何；在第二种情况中，t 时刻的种数数量为 $n-1$，与 t 时刻以前所发生的情况无关；在第三种情况中，t 时刻的种群数量为 $n-j(j\geqslant 2)$，与 t 时刻以前所发生的情况也无关。

(3)在较短的时间内，出生的概率只与时间区间的长度有关而与出生的时间无关。假设影响种群数量变化的所有因素均保持不变，从而在较短时间内各时刻的概率是相同的，并且与前面的变化过程无关。

对于以上每一种情况，我们可以运用前面的假设来确定 $t+h$ 时刻种群数量等于 n 的概率。

第一种情况：在$(0,t)$中恰好有n个事件出现，而在$(t,t+h)$中没有任何事件发生的概率为

$$p_n(t)[1-(\lambda_n h+0(h)].$$

第二种情况：在$(0,t)$中恰好有$n-1$个事件出现，而在$(t,t+h)$中只有一个事件出现的概率为

$$p_{n-1}(t)[\lambda_{n-1}h+0(h)].$$

第三种情况：在$(0,t)$中恰好有$(n-j)$个事件出现且在$(t,t+h)$中有j个事件出现，$j=2,3,\cdots,n$.

对于每一个数值j，上述的所有事件均相互独立，故其中一个事件出现的概率为

$$\sum_{j=2}^{n}p_{n-j}(t)[0(h)].$$

由于以上三种情况是相互独立的，因此有

$$\begin{aligned}
&p_n(t+h)\\
&=p_n(t)[1-(\lambda_n h+o(h))]+p_{n-1}(t)[\lambda_{n-1}h+o(h)]\\
&\quad+\sum_{j=2}^{n}p_{n-j}(t)o(h)\\
&=p_n(t)-\lambda_n h p_n(t)+\lambda_{n-1}hp_{n-1}(t)\\
&\quad+\sum_{j=1}^{n}p_{n-j}(t)o(h)-p_n(t)o(h)\\
&p_n(t+h)-p_n(t)\\
&=-\lambda_n h p_n(t)+\lambda_{n-1}hp_{n-1}(t)+o(h)\sum_{j=1}^{n}p_{n-j}(t)\\
&\quad-p_n(t)o(h)\lim_{h\to 0}\frac{p_n(t+h)-p_n(t)}{h}\\
&=\lim_{h\to 0}[-\lambda_n p_n(t)+\lambda_{n-1}p_{n-1}(t)\\
&\quad+\frac{o(h)}{h}\sum_{j=1}^{n}p_{n-j}(t)-p_n(t)\frac{o(h)}{h}].
\end{aligned}$$

对上式求极限，由导数的定义可知：

$$p'_n(t) = -\lambda_n p_n(t) + \lambda_{n-1} p_{n-1}(t), \tag{3}$$

其中 $p'_n(t)=dp_n(t)/dt$. 用同样的方法可得下面方程：

$$p'_0(t) = -\lambda_0 p_0(t) \tag{4}$$

以上方程(3)和(4)是关于单纯繁殖过程的基本微分方程组。方程(3)和(4)是否可解与出生率 λ_n 以及初始条件 $p_n(0)$有关，对应于种群数量增长的不同情况，λ_n 是不同的。对于方程(3)和方程(4)的求解有许多不同的方法。我们将讨论的有下面三种方法：

(a)先运用微分方程中的理论和方法进行推导，然后再用归纳法来求解的方法；

(b)应用概率母函数和偏微方程求解的方法；

(c)运用 Laplace 变换的方法。

在下一节中，我们要给出有关种群增长的模型及 λ_n 的各种假设，并且在这些假设条件下找出确定性模型和随机模型的解。我们还将在下一节中运用多种不同的方法来对基本随机方程(3)和方程(4)进行求解。

5. 生物种群增长模型

在本节中，我们将建立有关单纯繁殖过程的四个不同的模型。在每一个模型的讨论中，我们都先用确定性的方法进行描述，然后再考虑其随机的情况。本节中的随机模型是以第 4 节中所讨论的一般繁殖过程中的随机模型为基础的。对于每一个模型所考虑的情况，我们将先从较为简单的假设入手，再逐步地增加假设的复杂程度来进行讨 论。这里我们仍不考虑死亡的因素。显然，当假设条件较为复杂时，所得到的方程和求解方程的数学方法也会相对地复杂一些。在这一节中，我们还要说明，从随机模型的解中可以得到从确定性模型的解中所得不到的信息，我们并不讨论使用确定

性方法正确还是使用随机的方法正确这个哲学上的问题。

5.1 模型 I

5.1.1 确定性模型

在种群中考虑只有出生(没有死亡)的情况。且设每一单位时间内的出生率 λ 是一个常数,也就是说,在每一单位时间内种群中增加一个新成员的速度均为 λ. 一个简单的例子就是周期性出现的放射性粒子的裂变,其裂变的速度是确定的。以下先引进一些记号:

N_t 表示 t 时刻种群的数量,

N_0 表示初始时刻种群的数量。

N_t 相当于第 4 节中的 $X(t)$,在此我们使用不同的记号是为了强调 N_t 不是随机变量。这里 $N_0=0$. (特殊的例子是放射性裂变的情况,在这种情况中 N_t 是用盖氏计数器计数得到的粒子数,其计数的时间范围是$(0,t)$或任意一个长度为 t 的时间区间。)根据以上假设可知,如果 Δt 表示一个较短的时间区间的长度,则有

$$N_{t+\Delta t}-N_t=\lambda\Delta t.$$

上式表明,在区间长度为 Δt 的时间区间内,种群的增长量为 $\lambda\Delta t$. 也就是说,种群数量的增长与时间区间的长度成正比。由导数的定义可得

$$\lim_{\Delta t\to 0}\frac{N_{t+\Delta t}-N_t}{\Delta t}=\lambda,$$

$$\frac{\mathrm{d}N_t}{\mathrm{d}t}=\lambda.$$

对上式求积分得

$$N_t=\lambda t+C.$$

由于 $N_0=0$,因此有

$$N_t=\lambda t.$$

所以，由上式可知：如果第一单位时间内的出生率为 λ，则 t 时刻的种群数量（或放射性粒子数）恰好等于 λt. 用图形来表示就有图 3.3.

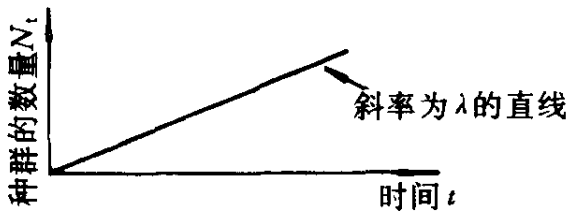


图 3.3

如果 $\lambda=3$ 个/分钟，则可计算出 $N_5=3\times5=15$ 个粒子（N_5 的下标 5 表示 5 分钟），$N_{20}=3\times20=60$ 个粒子，$N_{4.5}=3\times4.5=13.5$ 个粒子。用这种方法还可以预测粒子的非整数情况。我们还可以用斜率为 λ 且过原点的直线来预测种群的数量。由此可知：种群数量的变化率是一个常数而且与 λ 的值有关。

如果我们对放射裂变的例子作更细致的研究，就会提出这样的问题：我们假定在每个单位时间内的裂变数均为常数 λ，这是否合理？如果我们用盖氏计数器在几个长度相等的时间区间内对粒子进行计数，那么我们就会发现在每一时间区间内的粒子数是不相等的。

在一个著名的实验中，对某一放射性物质进行观察，共观察了 2608 次，每次观察的时间为 7.5 秒，且计下了每次到达计数器上的粒子数，其数据如表 1 给出。从表 1 我们可以看出，关于每一单位时间内裂变数均为常数 λ 的假设是很不合理的。而较为合理的方法应该是假定单位时间内粒子的平均数，并且将以一定的概率放射一定数目的粒子。这就导致了我们要考虑随机模拟的情况。

表 1*

粒子数 k	观察到 k 个粒子的次数
0	57
1	203
2	383
3	525
4	532
5	408
6	273
7	139
8	45
9	27
$k\geqslant 10$	16
	2608

5.1.2 随机模型

在第 4 节中，我们已导出了关于单纯繁殖过程的微分方程组的一般形式，其中出生率为 λ_n. 对该微分方程组中的假定进行修改，设 $\lambda_n=\lambda$，也就是说出生率是常数且与时间和 t 时刻种群的数量无关。则对所有的 n，一个事件（一个新成员）在时间区间 $(t,t+h)$ 中出现的概率为 $\lambda h+0(h)$。因此方程(3)和方程(4)就可改写为

$$p'_n(t) = -\lambda p_n(t) + \lambda p_{n-1}(t), n \geqslant 1 \qquad (5)$$

$$p'_0(t) = -\lambda p_0(t). \qquad (6)$$

5.1.2.1 用归纳法求解

下面我们要用两种不同的方法对以上微分方程(5)和(6)求解。第一种方法是先解方程(6)，然后对 $n=1$ 求解方程(5)，再用归

---

* 表 1 摘自 Feller 的书[4]，原始数据可参见 Rutherford，Chadwick 和 Ellis 的书：Radiation from Radioactive Substances，Cambridge，1920，P. 172.

纳法来求方程(5)的解的一般形式。对应于确定性模型中 $N_0=0$ 的情况，此模型的初始条件为：

$$p_0(0)=1, p_n(0)=0, n\geqslant 1.$$

方程(6)又可表示为

$$\frac{\mathrm{d}p_0(t)}{\mathrm{d}t}=-\lambda p_0(t).$$

以上方程可用分离变量的方法来解，因此又可写为

$$\frac{\mathrm{d}p_0(t)}{p_0(t)}=-\lambda \mathrm{d}t$$

解以上方程得

$$\ln p_0(t)=-\lambda t+C$$

即

$$p_0(t)=e^{-\lambda t}e^{C}$$

又因为 $t=0$ 时 $p_0(0)=1$，所以

$$p_0(0)=e^{\lambda\cdot 0}e^{C}$$

$$1=e^{0}e^{C}$$

故

$$e^{C}=1$$

从而得

$$p_0(t)=e^{-\lambda t}.$$

把上式代入方程(5)得

$$\frac{\mathrm{d}p_1(t)}{\mathrm{d}t}=-\lambda p_1(t)+\lambda e^{-\lambda t}.$$

重新改写得：

$$\frac{\mathrm{d}p_1(t)}{\mathrm{d}t}+\lambda p_1(t)=\lambda e^{-\lambda t}. \tag{7}$$

以上方程是一个一阶常微方程，也就是说是一个具有以下形式

$$\frac{\mathrm{d}y(x)}{\mathrm{d}x}+p(x)y(x)=q(x).$$

的方程。为了求解上面方程，需要先确定积分因子 $e^{P(x)}$，其中 $P(x)=\int_{x_0}^{x} p(s)\mathrm{d}s$. 于是方程解的一般形式为

$$y(x) = y(x_0)e^{-P(x)} + e^{-P(x)}\int_{x_0}^{x} q(m)e^{P(m)}\mathrm{d}m.$$

对于方程(7)，在以上方程中，令 $x_0=0, x=t$ 且

$$y(x) = p_1(t)$$

$$p(x) = \lambda$$

$$q(x) = \lambda e^{-\lambda t}$$

有 $P(t)=\int_0^t \lambda\mathrm{d}s=\lambda t$. 因此

$$\begin{aligned} p_1(t) &= p_1(0)e^{-\lambda t} + e^{-\lambda t}\int_0^t \lambda e^{-\lambda s}e^{\lambda s}\mathrm{d}s \\ &= p_1(0)e^{-\lambda t} + e^{-\lambda t}\int_0^t \lambda\mathrm{d}s \\ &= p_1(0)e^{-\lambda t} + e^{-\lambda t}\lambda t. \end{aligned}$$

由于当 $n\geqslant 1$ 时 $p_n(0)=0$，所以 $p_1(t)=\lambda t e^{-\lambda t}$.

我们可用同样的方法解出 $p_2(t)$，也就是把 $p_1(t)=\lambda t e^{-\lambda t}$ 代入方程(5)来求解，得

$$\frac{\mathrm{d}p_2(t)}{\mathrm{d}t} + \lambda p_2(t) = \lambda^2 t e^{-\lambda t}.$$

注意到以上方程也是一个一阶常微方程，其积分因子也为 $e^{\lambda t}$，因此有

$$\begin{aligned} p_2(t) &= p_2(0)e^{-\lambda t} + e^{-\lambda t}\int_0^t \lambda^2 s e^{-\lambda s}e^{\lambda s}\mathrm{d}s \\ &= p_2(0)e^{-\lambda t} + e^{-\lambda t}\lambda^2\int_0^t s\mathrm{d}s \\ &= p_2(0)e^{-\lambda t} + \frac{(\lambda t)^2}{2}e^{-\lambda t}. \end{aligned}$$

运用初始条件 $n\geqslant 1$ 时 $p_n(0)=0$ 就可得

$$p_2(t) = \frac{(\lambda t)^2}{2}e^{-\lambda t}.$$

当 $n=3$ 时解方程(5)得：

$$p_3(t) = \frac{(\lambda t)^3}{3!}e^{-\lambda t}.$$

下面我们要用归纳法证明，对于所有的 k 都有：

$$p_k(t) = \frac{(\lambda t)^k}{k!}e^{-\lambda t}. \tag{8}$$

当 $k=0$ 时，上式显然成立。假设当 $k=n$ 时以上式子成立，要证当 $k=n+1$ 时，(8)式仍成立。我们知道有

$$\frac{\mathrm{d}p_{n+1}(t)}{\mathrm{d}t} + \lambda p_{n+1}(t) = \frac{\lambda^{n+1}t^n e^{-\lambda t}}{n!}$$

上式仍是一个一阶常微分方程，其积分因子为 $e^{\lambda t}$，因此

$$\begin{aligned} p_{n+1}(t) &= p_{n+1}(0)e^{-\lambda t} + e^{-\lambda t}\int_0^t \frac{\lambda^{n+1}s^n e^{-\lambda s}e^{\lambda s}}{n!}ds \\ &= p_{n+1}(0)e^{-\lambda t} + e^{-\lambda t}\lambda^{n+1}\int_0^t \frac{s^n}{n!}\mathrm{d}s \\ &= p_{n+1}(0)e^{-\lambda t} + e^{-\lambda t}\frac{\lambda^{n+1}t^{n+1}}{(n+1)n!} \\ &= \frac{(\lambda t)^{n+1}}{(n+1)!}e^{-\lambda t}. \end{aligned}$$

从而证明了(8)式成立。

回顾第 3 节，我们可知由(8)式给出的概率与 Poisson 分布的概率是很相似的。如果把(8)式中的 λt 用 λ 来代替，则(8)式就与 Poisson 分布完全一样了。对于任一出生率 λ，运用(8)式可以确定在任一时刻 t 有机体(粒子)的个数为某一特定数的概率(见表 2 和图 3.4)。因此，在任一时刻 t，对于有机体的任一特定的个数就可以确定其出现的可能性。所以我们不再只限于讨论有机体的个数恰好为 λ 的情况。由于知道了任一时刻的概率分布，由此我们还可以得到更多的信息。已知概率分布就可以计算出对应的均值和

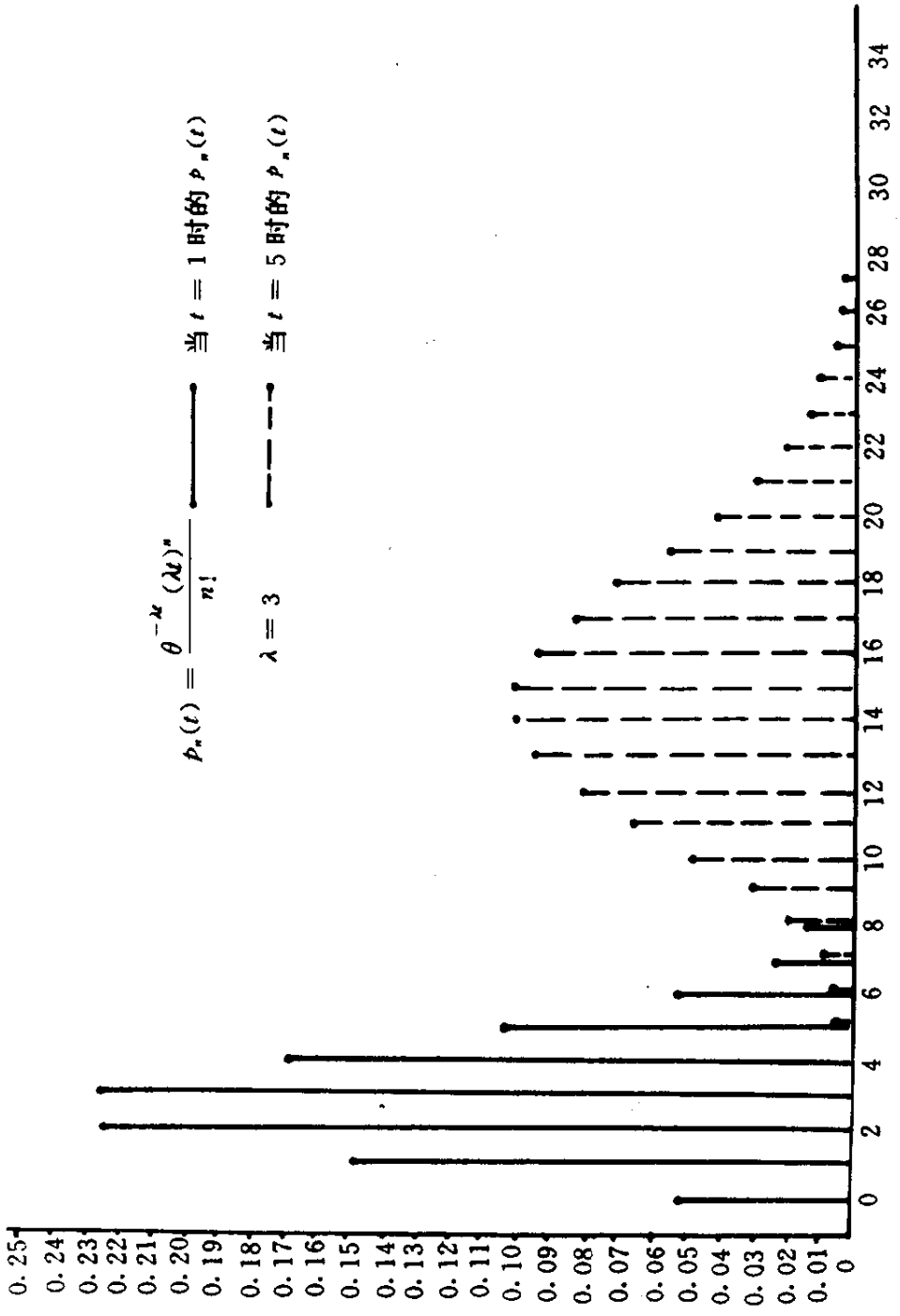


图 3.4　对应于表 2 中数值的图形

方差。由第 3 节可知:Poisson 分布(8)式的均值等于 λt,所以粒子数的期望值等于 λt. 回忆前面用确定性方法对粒子数的预测就会发现,随机模拟的期望值往往(但不总是)与相应的确定性模型的解相同。在表 2 所给出的两种情况中,由于 $\lambda=3$,故当 $t=1$ 时粒子数的期望值等于 3,当 $t=5$ 时粒子数的期望值等于 15. 我们已知 Poisson 分布的方差也等于 λt,因此其标准差 $SD=\sqrt{\lambda t}$.

表 2　当 $\lambda=3$ 时 $p_n(t)$ 的值

$t=1$	$t=5$	
$p_0(1)=0.04978$	$p_0(5)=0.0000003$	$p_{21}(5)=0.0298645$
$p_1(1)=0.1493612$	$p_1(5)=0.0000046$	$p_{22}(5)=0.0203622$
$p_2(1)=0.2240418$	$p_2(5)=0.0000344$	$p_{23}(5)=0.0132797$
$p_3(1)=0.2240418$	$p_3(5)=0.0001721$	$p_{24}(5)=0.0082998$
$p_4(1)=0.1680314$	$p_4(5)=0.0006433$	$p_{25}(5)=0.0049799$
$p_5(1)=0.1008188$	$p_5(5)=0.0019357$	$p_{26}(5)=0.0028730$
$p_6(1)=0.0504094$	$p_6(5)=0.0048395$	$p_{27}(5)=0.0015961$
$p_7(1)=0.0216040$	$p_7(5)=0.0103703$	$p_{28}(5)=0.0008551$
$p_8(1)=0.0081015$	$p_8(5)=0.0194443$	$p_{29}(5)=0.0004423$
$p_9(1)=0.0027005$	$p_9(5)=0.0324072$	$p_{30}(5)=0.0002211$
$p_{10}(1)=0.0008102$	$p_{10}(5)=0.0486108$	$p_{31}(5)=0.0001070$
$p_{11}(1)=0.0002210$	$p_{11}(5)=0.0662874$	$p_{32}(5)=0.0000502$
$p_{12}(1)=0.0000552$	$p_{12}(5)=0.0828592$	$p_{33}(5)=0.0000228$
$p_{13}(1)=0.0000127$	$p_{13}(5)=0.0956068$	$p_{34}(5)=0.0000101$
$p_{14}(1)=0.0000027$	$p_{14}(5)=0.1024359$	$p_{35}(5)=0.0000043$
$p_{15}(1)=0.0000005$	$p_{15}(5)=0.1024359$	$p_{36}(5)=0.0000018$
$p_{16}(1)=0.0000001$	$p_{16}(5)=0.0960336$	$p_{37}(5)=0.0000007$
$p_{17}(1)=0.0000000$	$p_{17}(5)=0.0847356$	$p_{38}(5)=0.0000003$
	$p_{18}(5)=0.0706130$	$p_{39}(5)=0.0000001$
	$p_{19}(5)=0.0557471$	$p_{40}(5)=0.0000000$
	$p_{20}(5)=0.0418103$	

综上所述,对于出生率为 $\lambda_n=\lambda$ 的繁殖过程进行随机模拟可得 $p_n(t)=e^{-\lambda t}(\lambda t)^n/n!$, $E[X(t)]=\lambda t$ 和 $SD[SD[X(t)]=\sqrt{\lambda t}$,用图形来表示 $p_n(t)$, $E[X(t)]$和 $SD[X(t)]$可见图 3.5. 因此利用随机模型的解,我们可以确定粒子数的期望值。同时也能了解当重复裂变过程出现粒子数的变化情况。我们知道,当 λ 增加时,变异

性也增加(变异性还随 t 的增加而增加)。也就是说,实际数值与期望值之间的偏差就越大。如果我们取表 1 中的数据并且检验这些数据与 Poisson 分布的预测结果的拟合程度,那么我们就会发现 Poisson 分布是一个合适的模型。

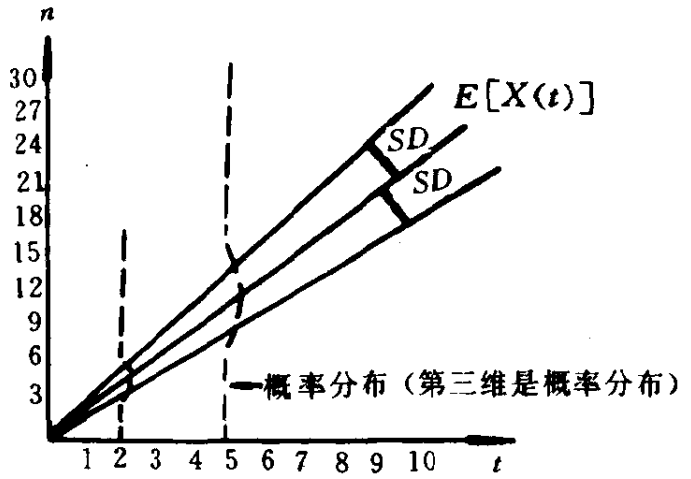


图 3.5

我们知道求解方程(5)是比较麻烦的。然而,如果我们把概率母函数的概念进一步扩展,并用之于求解方程(5),那么我们就可以达到事半功倍的效果。

5.1.2.2 用概率母函数求解方程

对于随机过程$\{X(t)\}$,定义概率母函数为:

$$P(s,t)=\sum_{j=0}^{\infty}p_j(t)s^j=E[s^{X(t)}].$$

对所有的$t\geqslant 0$,可以证明以下各式:

(a) $P(1,t)=1$

(b) $E[X(t)]=\left.\dfrac{\partial P(s,t)}{\partial s}\right|_{s=1}$

(c) $\mathrm{Var}[X(t)]$

$$=\left.\frac{\partial^2 P(s,t)}{\partial s^2}\right|_{s=1}+\left.\frac{\partial P(s,t)}{\partial s}\right|_{s=1}-\left(\left.\left[\frac{\partial P(s,t)}{\partial s}\right]\right|_{s=1}\right)^2$$

(d) $$p_n(t)=\frac{1}{n!}\frac{\partial^n P(s,t)}{\partial s^n}\bigg|_{s=0}$$

同时还可以导出下面各式

(e) $$\frac{\partial P(s,t)}{\partial s}=\sum_{j=1}^{\infty} jp_j(t)s^{j-1}=\sum_{j=0}^{\infty} jp_j(t)s^{j-1}$$

(f) $$\frac{\partial^2 P(s,t)}{\partial s^2}=\sum_{j=2}^{\infty} j(j-1)p_j(t)s^{j-2}$$

(g) $$\frac{\partial P(s,t)}{\partial t}=\sum_{j=0}^{\infty} p'_j(t)s^j.$$

应用概率母函数和以上各式解方程(3)和(4)就变得容易得多了。运用概率母函数也容易导出均值和方差。我们可以用这种方法重新考虑方程(5)和(6)的求解：

$$p'_n(t)=-\lambda p_n(t)+\lambda p_{n-1}(t),n\geqslant 1 \tag{5}$$

$$p'_0(t)=-\lambda p_0(t). \tag{6}$$

怎样改变方程来求解？对此我们可先用 s^n 乘以方程(5)等式的两端，

$$p'_n(t)s^n=-\lambda p_n(t)s^n+\lambda p_{n-1}(t)s^n.$$

从 $n=1$ 到∞对上式等式两边的 n 求和并与方程(6)相加，从而得

$$\sum_{n=0}^{\infty} p'_n(t)s^n=-\lambda\sum_{n=0}^{\infty} p_n(t)s^n+\lambda\sum_{n=1}^{\infty} p_{n-1}(t)s^n. \tag{9}$$

把上面等式右端的最后一项重新写为

$$\lambda s\sum_{n=1}^{\infty} p_{n-1}(t)s^{n-1}=\lambda s\sum_{m=0}^{\infty} p_m(t)s^m,$$

因此方程(9)又可表示为

$$\frac{\partial P(s,t)}{\partial t}=-\lambda P(s,t)+\lambda sP(s,t),$$

或

$$\frac{\partial P(s,t)}{\partial t}=\lambda(s-1)P(s,t). \tag{10}$$

以上偏微方程可以用分离变量的方法来解。所以又可将方程(10)

表示为：

$$\frac{\partial P(s,t)}{P(s,t)} = \lambda(s-1)\partial t$$

因此可得

$$\ln P(s,t) = \lambda t(s-1) + C$$

$$P(s,t) = e^{\lambda t(s-1)}e^{C}.$$

为了确定 C 的值，我们要确定 $P(s,t)$ 的初始条件。已知 $P(0)=1$，$p_n(0)=1$，且由于

$$P(s,t) = \sum_{j=0}^{\infty} p_j(t)s^j$$

所以当 $t=0$ 时，有

$$\begin{aligned} P(s,0) &= p_0(0)s^0 + p_1(0)s^1 + p_2(0)s^2 + \cdots + p_k(0)s^k + \cdots \\ &= p_0(0)s^0 + o \cdot s^1 + o \cdot s^2 + \cdots + o \cdot s^k + \cdots \\ &= p_0(0)s^0 = 1 \cdot s^0 = 1. \end{aligned}$$

另一方面有

$$P(s,0) = e^{\lambda \cdot 0 \cdot (s-1)}e^{C} = e^0 e^C = e^C.$$

由 $P(s,0)=1, e^C=1$ 得 $C=0$. 故

$$P(s,t) = e^{\lambda t(s-1)}.$$

上式就是均值为 λt 的 *Poisson* 分布的概率母函数。从而可见用概率母函数的方法求解方程(5)和(6)比用归纳法对方程(5)和(6)求解要更容易一些。

在 5.5 节中，我们要对模型 I(以及以下我们所讨论的其他模型)进行小结。

练　习

8. 对应于不同出生率 λ，画出 $N_t=\lambda t$ 的图形，并对不同的图形进行讨论，解释其区别。
9. 对适合用模型 $N_t=\lambda t$ 来模拟的某一过程(或几个过程)进行讨论。
10. 对适合用模型 $N_t=\lambda t$ 来模拟的某一过程，如果已知过程的有关数据，讨论怎

样确定 λ 的值。

11. 对于概率分布为 $p_n(t)=e^{-\lambda t}\frac{(\lambda t)^n}{n!}$ 的随机过程，给定 λ 的值，对应于某一时间范围内的 t 值，确定其概率，并画出相应的图形，比较和解释它们之间的区别。

12. 对于概率分布为 $p_n(t)=e^{-\lambda t}\frac{(\lambda t)^n}{n!}$ 的随机过程，给定 t 的值，确定对应于某一范围内的 λ 值，计算概率 $p_n(t)$ 并比较解释它们之间的区别。

13. 对于不同的出生率 λ，画出 $E[X(t)]$ 和 $SD[X(t)]=\sqrt{Var[X(t)]}$ 的图形。讨论 λ 的增大对 $E[X(t)]$ 和 $\sqrt{Var[X(t)]}$ 的影响。

14. 考虑一个可以用随机模型 I 描述的过程，并对其进行讨论。

5.2 模型 II

对于种群数量增长的方式来说，更接近实际情况的假设是设出生率与种群数量成一定的比例。也就是说，对于随机的情况，每一个个体都有某一个固定的繁殖概率，对于确定的情况，每个个体所繁殖的数量是固定的。这样假设似乎比前一个模型更接近于实际情况。但是这仍然是一个非常简化的模型。

5.2.1 确定性模型

在这一节中，我们将使用与模型 I 中相同的记号。由单位时间的出生率 λ 与人口数成正比这一假设可得：

$$N_{t+\Delta t}-N_t=\lambda N_t\Delta t,$$

式中 Δt 是一个较小的时间区间。如果在上式中假设 $N_0=0$，则 $N_{0+\Delta t}-N_0=\lambda N_0\Delta t$，从而有 $N_{0+\Delta t}=\lambda\cdot o\cdot\Delta t=0$，即

$$N_{0+\Delta t}=0.$$

因此导出对于所有的 t 均有 $N_t=0$. 因为我们不允许自发繁殖，所以我们必须假设 $N_0\neq 0$. 为了确定 N_t，利用导数的定义可得：

$$\lim_{\Delta t\to 0}\frac{N_{t+\Delta t}-N_t}{\Delta t}=\lambda N_t$$

$$\frac{dN_t}{dt} = \lambda N_t.$$

为了解以上方程，又可把以上式子写为

$$\frac{dN_t}{dt} = \lambda dt$$

$$\ln N_t = \lambda t + C$$

$$N_t = e^{\lambda t} e^C.$$

运用初始条件可得

$$N_0 = e^{\lambda \cdot 0} e^C$$

$$N_0 = e^C$$

$$N_t = N_0 e^{\lambda t},$$

由上式可知，根据以上假设可导出指数增长的模型。（在模型中同时考虑死亡因素的情况，只需用简单的方法对以上模型进行改进。即假设出生率 b 是一个常数，死亡率 d 也是一个常数，净增长率定义为 $\lambda = b - d$，则可以得到有关 N_t 的相同的表示式。）

设开始时某种群的数量为 10^4，即 $N_0 = 10^4$，且该种群的数量每单位时间增长一倍，下面我们来求出生率 λ，并画出 N_t 的图形。已知

$$N_0 = 10^4$$

且由 $N_1 = 2N_0$ 有

$$N_1 = 2 \times 10^4$$

由以下关系式

$$N_t = N_0 e^{\lambda t},$$

和 $N_1 = 2N_0$ 可导出

$$2N_0 = N_0 e^{\lambda}$$

$$2 = e^{\lambda}$$

$$\lambda = \ln 2$$

$$\lambda = 0.693147.$$

这也就是说，每单位时间该种群的出生的速度为 0.693147. 因此有

$$N_t = N_0 e^{0.693147t}.$$

画出上式中 N_t 的图形，见图 3.6. 如果对上式两端取对数，则有 $y = lnN_t = 0.693147 \cdot lnN_0 \cdot t$，这时 y 的图形是一条直线。

如果

(1)种群处于一个受控制的理想环境中，其中温度适当，食物充足，等等。

(2)既没有捕食动物也没有死亡现象发生则上述图形所描述的情况与在较短时间内草履虫和变形虫的增长情况是相当接近的。不过图形所给出的预测是确定的，不允许存在偏差。

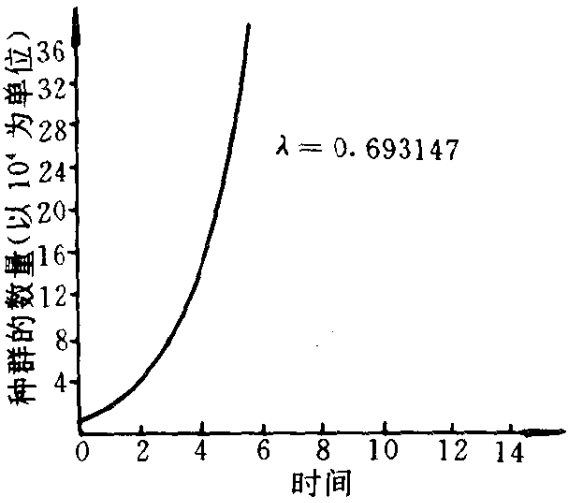


图 3.6

在以下例子中，考虑每单位时间人口增长 3 倍且 $N_0 = 10^5$ 的情况。下面我们来求 λ 并画出 N_t 的图形。

$$N_0 = 10^5,$$

$$N_1 = 4 \times 10^5,$$

$$N_1 = 4N_0,$$

$$N_1 = N_0$$
$$N_1 = N_0 e^{\lambda \cdot 1}$$
$$4N_0 = N_0 e^{\lambda}$$
$$4 = 1 \cdot e^{\lambda}$$
$$\ln 4 = \lambda$$
$$\lambda = 1.38629,$$
$$N_t = N_0 e^{1.38629t}.$$

N_t 的图形见图 3.7.

1650 年世界人口是 5 亿(500,000,000)且每年的增长速度大约为 0.3%. 如果假设增长率($\lambda = b - d$)保持不变,那么人口增长一倍需要多少时间呢?也就是说,人口达到 10 亿需要多少年的时间呢? 用数学来描述就是:

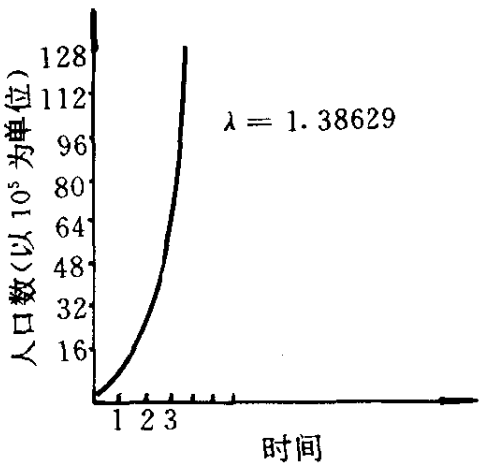


图 3.7

$$N_t = N_0 e^{0.003t},$$

且 $N_t = 2N_0$,因此有:

$$2N_0 = N_0 e^{0.003t}$$
$$2 = e^{0.003t}$$
$$\ln 2 = 0.003t$$
$$0.693 = 0.003t$$
$$t = 231.$$

以上结果表明,如果人口以每年 0.3%的速度增长,则人口增长一倍所需的时间为 231 年。或者说,直到 1881 年(1650 + 231 = 1881)年,人口才增长了一倍。而事实上,世界人口在 1850 年以前

就已增长了一倍。

1970年世界的人口为36亿(3,600,000,000)且每年的增长率为2.1%. 假设增长率保持不变,那么需要多少年的时间才能使人口数达到72亿呢? 类似于以上的分析可得

$$N_t = N_0 e^{0.021t}$$

$$2N_t = N_0 e^{0.021t}$$

$$2 = e^{0.021t}$$

$$\ln 2 = 0.021t$$

$$0.693 = 0.021t$$

$$t = 33(\text{年})$$

这个计算结果的确令人震惊。从1650年经过了差不多200年的时间,人口才增加了5亿,而从1970年开始,只需经过33年的时间,世界人口就将增加36亿。这个预测结果是根据人口每年的增长率保持不变且为确定值的假设得到的,而这个假设也是确定性模型的主要前提。

5.2.2 随机模型(线性繁殖过程)

为了对出生的数量与种群的数量成正比的繁殖过程进行随机模拟,我们需要探讨方程(3)和(4),并需要确定出生率λ_n. 在模型Ⅱ中,设出生率λ_n可表示为λ_n,我们可以把λ解释为单个个体繁殖的数量;对所有的t,有$p_0(t)=0$. 将λ_n代入λ方程(3)得

$$p'_n(t) = -\lambda n p_n(t) + \lambda(n-1)p_{n-1}(t), n > 1 \quad (11)$$

由5.1节的讨论知,应用概率母函数的知识可以简化形如上式的方程的求解过程。类似5.1.2.2节中的求解过程,为了运用概率母函数解方程(11),我们可把方程(11)改写为:

$$p'_n(t)s^n = -\lambda n p_n(t)s^n + \lambda(n-1)p_{n-1}(t)s^n, n \geqslant 1$$

$$p'_0(t)s^0 = -\lambda \cdot o \cdot p_0(t)s^0.$$

因此

$$\sum_{n=0}^{\infty} p'_0(t)s^n = -\lambda\sum_{n=0}^{\infty} np_n(t)s^n + \lambda\sum_{n=1}^{\infty}(n-1)p_{n-1}(t)s^n$$

$$\frac{\partial P(s,t)}{\partial t} = -\lambda s\sum_{n=0}^{\infty} np_n(t)s^{n-1} + \lambda s^2\sum_{n=1}^{\infty}(n-1)p_{n-1}(t)s^{n-2}$$

$$\frac{\partial P(s,t)}{\partial t} = -\lambda s\frac{\partial P(s,t)}{\partial s} + \lambda s^2\frac{\partial P(s,t)}{\partial s}$$

$$\frac{\partial P(s,t)}{\partial t} = \lambda s(s-1)\frac{\partial P(s,t)}{\partial s} \tag{12}$$

方程(12)是一个一阶线性偏微方程，可以用 Lagrange 方法来进行求解。假设开始时种群的数量等于 1，因此初始条件为

$$p_1(0) = 1, p_n(0) = 0, n > 1, p_0(t) = 0$$

运用 Lagrange 方法和初始条件，可以证明下式成立，

$$P(s,t) = \frac{se^{-\lambda t}}{1 - s(1 - e^{-\lambda t})}.$$

如果设 $p(t)=e^{-\lambda t}$，$q(t)=1-e^{-\lambda t}$，则上式可表示为

$$P(s,t) = \frac{sp(t)}{1 - sq(t)}.$$

回忆第 3 节，我们就会发现，对于每一时间 t，上式是当 $p(t)=p$，$q(t)=q$ 的几何分布的概率母函数。因此，如果 $p(t)$是成功的概率而 $q(t)$是失败的概率，则 $p_n(t)$就是第 n 次 试验时首次成功的概率，所以有：

$$p_n(t) = e^{-\lambda t}(1 - e^{-\lambda t})^{n-1}.$$

运用概率母函数可求得 $E[X(t)]=e^{\lambda t}$.（以上结果要求读者自己进行证明，见第 5.2 节末的习题 18）。值得注意的是，$N_0=1$ 时的期望值等于确定性模型的解。我们还可以证明：$Var[X(t)]=e^{\lambda t}(e^{\lambda t}-1)$.（此证明留给读者来完成，见 5.2 节后面的习题 18.）

对应于前面确定性模型中所举两个例子中 λ 的值 $\lambda=0.693149$ 和 $\lambda=1.38629$，我们计算和比较 $p_n(t)$，$E[X(t)]$，Var$[X(t)]$和 $SD[X(t)]$的值（见表 3 和图 3.8）。注意到 t 增加时

有 $SD[X(t)]\sim E[X(t)]$. 当 $\lambda=0.693147$ 时，对应的方差很大，当 $\lambda=1.38629$ 时，对应的方差更大。

表 3　当 $\lambda=0.693147$ 时 $p_n(t)$ 的值

$t=2$	$t=5$	
$p_1(2)=0.25$	$p_1(5)=0.03125$	$p_{24}(5)=0.01506$
$p_2(2)=0.188$	$p_2(5)=0.03027$	$p_{25}(5)=0.01459$
$p_3(2)=0.141$	$p_3(5)=0.02933$	$p_{26}(5)=0.01413$
$p_4(2)=0.105$	$p_4(5)=0.02841$	$p_{27}(5)=0.01369$
$p_5(2)=0.079$	$p_5(5)=0.02752$	$p_{28}(5)=0.01326$
$p_6(2)=0.059$	$p_6(5)=0.02666$	$p_{29}(5)=0.01285$
$p_7(2)=0.044$	$p_7(5)=0.02583$	$p_{30}(5)=0.01244$
$p_8(2)=0.033$	$p_8(5)=0.02502$	$p_{31}(5)=0.01206$
$p_9(2)=0.025$	$p_9(5)=0.02424$	$p_{32}(5)=0.01168$
$p_{10}(2)=0.019$	$p_{10}(5)=0.02348$	$p_{33}(5)=0.01131$
$p_{11}(2)=0.014$	$p_{11}(5)=0.02275$	$p_{34}(5)=0.01096$
$p_{12}(2)=0.011$	$p_{12}(5)=0.02204$	$p_{35}(5)=0.01062$
$p_{13}(2)=0.008$	$p_{13}(5)=0.02135$	$p_{36}(5)=0.01029$
$p_{14}(2)=0.006$	$p_{14}(5)=0.02068$	$p_{37}(5)=0.00996$
$p_{15}(2)=0.004$	$p_{15}(5)=0.02004$	$p_{38}(5)=0.00965$
$p_{16}(2)=0.003$	$p_{16}(5)=0.01941$	$p_{39}(5)=0.00935$
$p_{17}(2)=0.003$	$p_{17}(5)=0.01880$	$p_{40}(5)=0.00906$
$p_{18}(2)=0.002$	$p_{18}(5)=0.01822$	$p_{41}(5)=0.00878$
$p_{19}(2)=0.001$	$p_{19}(5)=0.01765$	$p_{42}(5)=0.00850$
$p_{20}(2)=0.001$	$p_{20}(5)=0.01710$	$p_{43}(5)=0.00824$
$p_{21}(2)=0.001$	$p_{21}(5)=0.01656$	$p_{44}(5)=0.00798$
$p_{22}(2)=0.001$	$p_{22}(5)=0.01604$	
$p_{23}(2)\sim 0$	$p_{23}(5)=0.01554$	

回过头来，我们再来看方程(12)。如果开始时种群的数量是 i ($i>1$)，那么初始条件应该是：

$$p_i(0)=1, p_j(0)=0, j\neq i,$$

均值和标准差

$\lambda=0.693147$

t	$E[X(t)]$	$\mathrm{Var}[X(t)]$	$\mathrm{SD}[X(t)]$

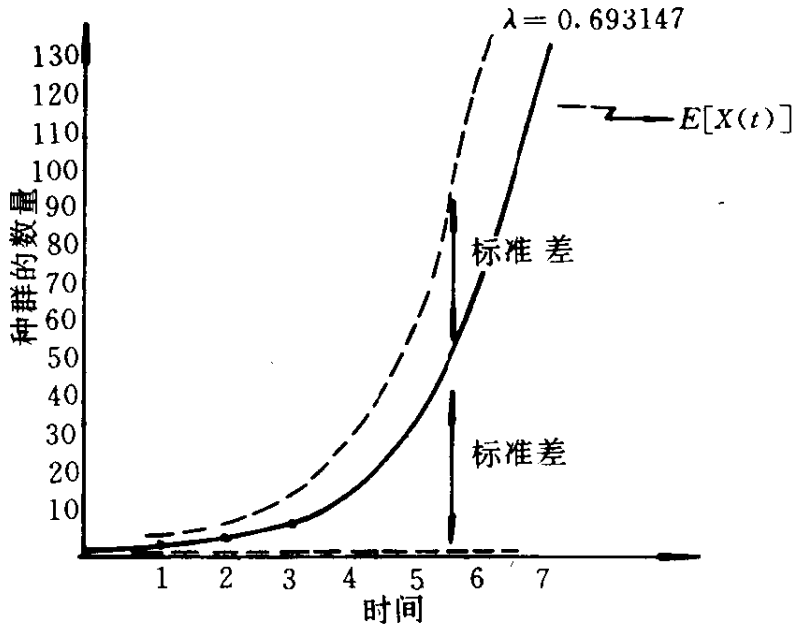


图 3.8　模型Ⅱ中的均值和方差

1	2	2	1.4142
2	4	12	3.464
3	8	56	7.483
4	16	240	15.492
5	32	992	31.496
6	64	4032	63.498
7	128	16,256	127.499

$\lambda = 1.38629$

t	$E[X(t)]$	$\mathrm{Var}[X(t)]$	$\mathrm{SD}[X(t)]$
1	4	12	3.464
2	16	240	15.492
3	64	4032	63.498
4	256	65,280	255.500
5	1024	1,047,552	1023.500
6	4096	16,773,120	4095.500
7	16,384	268,419,072	16,383.500

用 Lagrange 方法可得方程的解：

$$P(s,t) = \left(\frac{se^{-\lambda}}{1 - s(1 - e^{-\lambda})} \right)^i.$$

由第 3 节可知，上式即为非负二项分布的概率母函数。因此有

$$p_n(t) = \binom{n-1}{n-i} (e^{-\lambda})^i (1 - e^{-\lambda})^{n-i},$$

$$E[X(t)] = ie^{\lambda}$$

$$\mathrm{Var}[X(t)] = ie^{\lambda}(e^{\lambda} - 1).$$

以上期望值与确定性模型的解 $N_t = N_0 e^{\lambda}$ 类似。（对于 $E[X(t)]$和 $\mathrm{Var}[X(t)]$的表达式，要求读者自己证明之。此为 5.2 节末的习题 20.）。

注* 在所研究的过程中，我们可以考虑更一般的情况。假设实际情况中的 λ 是时间的函数，即 λ 可表示为 $\lambda(\tau)$。这也就是说，出生率 λ 不是一个常数（即出生率 λ 是时间的函数）。再假设 $\lambda(\tau)$ 可以是如图 3.9 所描述的各种形式的函数，我们容易证明以下式子

$$P(s,t) = \frac{se^{-\int_0^t \lambda(\tau)d\tau}}{1 - s(1 - e^{-\int_0^t \lambda(\tau)d\tau})}$$

因此

$$p_n(t) = e^{-\int_0^t \lambda(\tau)d\tau}(1 - e^{-\int_0^t \lambda(\tau)d\tau})^{n-1}$$

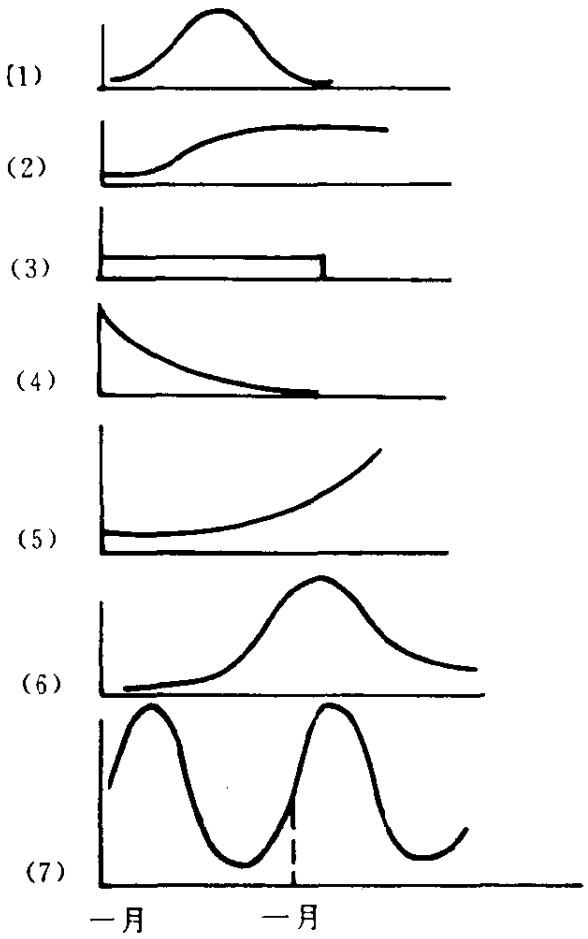
$$E[X(t)] = e^{\int_0^t \lambda(\tau)d\tau}$$

$$\mathrm{Var}[X(t)] = e^{\int_0^t \lambda(\tau)d\tau}(e^{\int_0^t \lambda(\tau)d\tau} - 1).$$

这种把出生率作为时间函数的方法在实际应用中更具有普遍意义。

---

* 此注可省去。



可以把图(7)中的曲线看成季节性变化的出生率

图 3.9

练　习

15. 对模型 $N_t=N_0e^{\lambda t}$ 进行研究。设 $10^2\leqslant N_0\leqslant 10^3$，$\lambda=1$. 对应于不同的 N_0 值 ($10^2\leqslant N_0\leqslant 10^3$)，作出 N_t 的图像，并分析 N_0 对 N_t 的影响。

16. 对模型 $N_t=N_0e^{\lambda t}$ 进行研究。设 $0.5\leqslant\lambda\leqslant 5$，$N_0=10$. 对应于不同的 λ 值($0.5\leqslant\lambda\leqslant 5$)，作出 N_t 的图像，并分析不同的 λ 值对 N_t 的影响。

17. 下面的表中给出了美国(阿拉斯加和夏威夷除外)的人口数量：

年	1800	1820	1840	1860	1880	1900	1920	1940	1960
人口数	5.3	9.6	17.1	31.4	50.2	76.0	105.7	131.7	178.5

(a)假定美国的人口从 1800 年期间按增长率 λ 匀速增长，试预测 1980 年美

国的人口数量。

(b)通过在上表中的每 20 年时间区间里确定 λ 的估计值来预测 1980 年的美国人口数。对应于不同的 λ 的值比较预测结果，并解释它们之间的差异。

(c)把计算出来的预测结果与 1980 年美国的实际人口数相比较。

18. 运用概率母函数 $P(s,t)=se^{-\lambda t}/[1-s(1-e^{-\lambda t})]$ 证明以下各式：

(a)$p_n(t)=e^{-\lambda t}(1-e^{-\lambda t})^{n-1}$.

(b)$E[X(t)]=e^{\lambda t}$.

(c)$\mathrm{Var}[X(t)]=e^{\lambda t}(e^{\lambda t}-1)$.

19. 假设 $N_0=10^6, N_1=0.5\times10^6$,

(a)确定 λ 的值。

(b)作出 $N_t=N_0e^{\lambda t}$ 的图像。

(c)在随机模拟中确定 $E[X(t)]$ 和 $SD[X(t)]$.

20. 应用概率母函数 $P(s,t)=\{se^{-\lambda t}/[1-s(1-e^{-\lambda t})]\}^i$，证明：

$$p_n(t)=\binom{n-1}{n-i}(e^{-\lambda t})^i(1-e^{-\lambda t})^{n-i}$$

$$E[X(t)]=ie^{\lambda t}$$

$$\mathrm{Var}[X(t)]=ie^{\lambda t}(e^{\lambda t}-1).$$

21. 讨论一个可以用模型Ⅱ模拟的过程。

22. 考虑 5.22 节中的随机模型。如果不知 i 的确切值，但已知有 $10\leqslant i\leqslant10^2$ 考虑对于这种情况怎样进行预测。假设 $\lambda=1$，对不同的 i 的值，作出 $E[X(t)]$ 和 $SD[X(t)]$ 的图像，并考虑对 $E[X(t)]$ 和 $SD[X(t)]$ 的影响。

23. 假设 $i=10$，参数 λ 是未知量。又设 $0.5\leqslant\lambda\leqslant5$，对应于不同的 λ 的值，作出 $E[X(t)]$ 和 $SD[X(t)]$ 的图像，并考虑对 $E[X(t)]$ 和 $SD[X(t)]$ 的影响。

5.3 模型Ⅲ

下面我们考虑一个出生率随种群数量的增长而下降的过程。设人口可能达到的最大值为 k，有时我们把 k 称为环境的承受能力。由于空间和食物都是有限的，因此使种群的数量受到了限制。虽然这样的假设不一定是完全现实的，但是为了说明出生过程中更一般的情况，我们将在这些假设的基础上建立模型。设出生率可表示为 $\lambda_n=\lambda(k-n)$，也就是说，n 越接近于 k，λ_n 的值就越小。(对

于 $n>k$ 的情况，定义 λ_n 为 0.）

因此有

$$\lambda_0 = \lambda(k-0)$$
$$\lambda_1 = \lambda(k-1)$$
$$\lambda_2 = \lambda(k-2)$$
$$\vdots$$
$$\lambda_{k-1} = \lambda(k-(k-1)) = \lambda \cdot 1 = \lambda$$
$$\lambda_k = \lambda(k-k) = 0.$$

当 $n>k$ 时，就不再有出生的现象发生。用图来表示则得到图 3.10.

5.3.1 确定性模型

设 $N_t \leqslant k$，由上面的假设有：

$$N_{t+\Delta t} - N_t = \lambda(k - N_t)\Delta t,$$

由导数定义可得：

$$\lim_{\Delta t \to 0} \frac{N_{t+\Delta t} - N_t}{\Delta t} = \lambda(k - N_t)$$

$$\frac{dN_t}{dt} = \lambda(k - N_t)$$

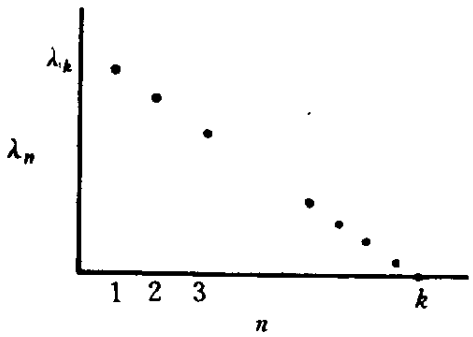


图 3.10

$$\frac{dN_t}{(k - N_t)} = \lambda dt$$
$$-\ln(k - N_t) = \lambda t + C$$
$$\ln(k - N_t) = -\lambda t + C$$
$$k - N_t = e^{-\lambda t}e^C = C_1 e^{-\lambda t}$$
$$N_t = k - C_1 e^{-\lambda t}$$

为了确定 C_1 的值，注意到：

$$N_0 = k - C_1 e^{-\lambda \cdot 0}$$
$$N_0 = k - C_1$$
$$C_1 = k - N_0, N_0 < k.$$

所有以

$$N_t = k - (k - N_0)e^{-\lambda t}.$$

我们可以按以下步骤逐步作出以上方程所描述的曲线。

首先作出 $N_t=(k-N_0)e^{-\lambda t}$ 的图形，见图 3.11，然后画出曲线 $N_t=-(k-N_0)e^{-\lambda t}$，见图 3.12，最后把 k 与上式相加就得 $N_t=k-(k-N_0)e^{-\lambda t}$，这样我们只要把图 3.12 中的曲线向上作一个简单的平移就得到了 $N_t=k-(k-N_0)e^{-\lambda t}$ 的图形，见图 3.13. 由图 3.13 易知，当 $t\to\infty$ 时，曲线逐渐接近于 $N_t=k$，$N_t=k$ 就是种群数量的最大值。

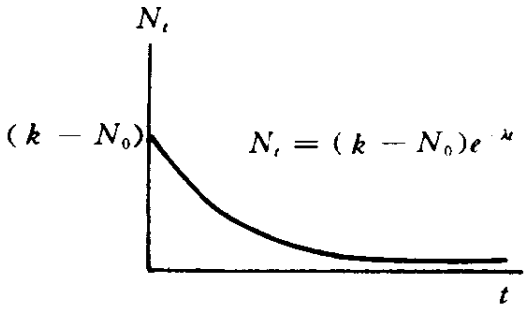


图 3.11

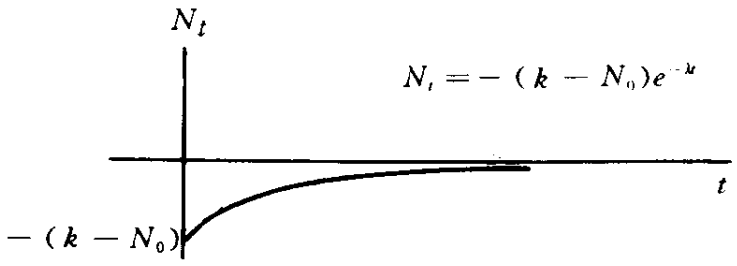


图 3.12

我们还可以对 $N_t=k-(k-N_0)e^{-\lambda t}$ 作一简单的恒等变换，使其表示形式更具实际意义。

$$\begin{aligned} N_t &= k - ke^{-\lambda t} + N_0e^{-\lambda t} \\ &= N_0 + k(1 - e^{-\lambda t}) + N_0e^{-\lambda t} - N_0 \\ &= N_0 + k(1 - e^{-\lambda t}) - N_0(1 - e^{-\lambda t}) \end{aligned}$$

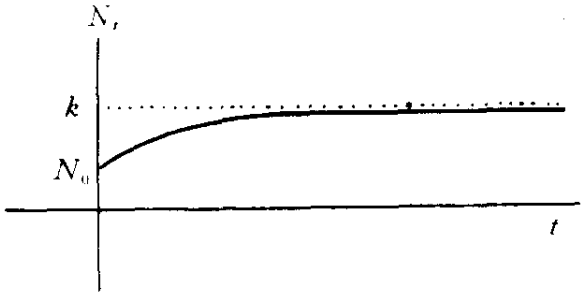


图 3.13

$$= N_0 + (k - N_0)(1 - e^{-\lambda}).$$

上式表明，种群的数量可以表示为开始时种群的数量与新增加的个体的数量之和。

例，设 $N_0=1, k=30, \lambda=0.693147$. 则可得到 N_t 的预测值如表 4 所示。

表 4　$N_t=1+(30-1)(1-e^{-0.693147t})$

时间(分钟)	N_t	
0.05	1+0.99	=1.99
0.10	1+1.94	=2.94
0.15	1+2.86	=3.86
0.25	1+4.61	=5.61
0.5	1+8.49	=9.49
0.75	1+11.76	=12.76
1	1+14.5	=15.5
2	1+21.75	=22.75
3	1+25.38	=26.38
5	1+28.09	=29.09
7	1+28.77	=29.77
10	1+28.97	=29.97
15	1+28.999	=29.999
20	1+28.99999	=29.99999
30	1+28.99999997	=29.99999997

5.3.2　随机模型

与确定性模型对应，我们可将 $\lambda_n=\lambda(k-n)$，代入方程(3)和方

程(4)来进行考虑。由方程(3)得

$$p'_n(t) = -\lambda(k-n)p_n(t) + \lambda(k-(n-1)p_{n-1}(t),$$

根据以上方程式，我们可以证明概率母函数满足下式：

$$\frac{\partial P(s,t)}{\partial t} = -\lambda k(1-s)P(s,t) + \lambda s(1-s)\frac{\partial P(s,t)}{\partial s} \quad (13)$$

方程(13)是一个一阶线性偏微方程，可以用 Lagrange 方法来求解。首先假设初始人口数等于 1，即有 $p_1(0)=1, p_n(0)=0, (n\neq 1)$. 由 Lagrange 法可求得

$$P(s,t) = s(e^{-\lambda t} + s(1-e^{-\lambda t}))^{k-1}.$$

(如果记 $p(t)=1-e^{-\lambda t}, q(t)=e^{-\lambda t}$，则易知函数$(q(t)+sp(t))^{k-1}$是二项分布的概率母函数，而括号外的 s 则说明了开始时种群的数量。)计算$(1/n!)\cdot \partial^n P(s,t)/\partial s^n|_{s=0}$的值，便可确定其对应的分布函数：

$$p_n(t) = \binom{k-1}{n-1}(1-e^{-\lambda t})^{n-1}(e^{-\lambda t})^{k-n}.$$

(读者可自己证明上式，这是本书末的习题 27)。进一步可求得：

$$E[X(t)] = 1 + (k-1)(1-e^{-\lambda t}),$$

$$\mathrm{Var}[X(t)] = (k-1)(e^{-\lambda t})(1-e^{-\lambda t})$$

以上的期望值与确定性模型的解是一致的。

如果初始种群数量等于 i(这时 $p_i(0)=1, p_j(0)=0, j\neq i$)则我们可以证明下式成立

$$P(s,t) = s^i(e^{-\lambda t} + s(1-e^{-\lambda t}))^{k-i}.$$

(易知上式也是二项分布的概率母函数，而括号外的 s^i 则说明了开始时的种群数量。)

有关用 $P(s,t)$ 求 $p_n(t)$，$E[X(t)]$和 $\mathrm{Var}[X(t)]$的工作将留给读者去完成，此为本节的习题 28.

练　习

24. 对模型 $N_t=N_0+(k-N_0)(1-e^{-\lambda t})$，假设 $N_0=1, k=100$，且 $\lambda=0.693147$.

试作出 N_t 的图像。

25. 在上题中假设 $\lambda=1.38629$，重做习题 24，并对所得的两个图形进行比较和研究。

26. 考虑一组 λ 的值，对应于每一个 λ 的值画出 N_t 的图形（假设 $N_0=10, k=500$），并对 N_t 的图形进行比较和讨论。

27. 已知概率母函数为 $P(s,t)=s(e^{-\lambda t}+s(1-e^{-\lambda t}))^{k-1}$，证明以下各式：

(a) $p_n(t)=\binom{k-1}{n-1}(1-e^{-\lambda t})^{n-1}(e^{-\lambda t})^{k-n}$.

(b) $E[X(t)]=1+(k-1)(1-e^{-\lambda t})$.

(c) $\mathrm{Var}[X(t)]=(k-1)e^{-\lambda t}(1-e^{-\lambda t})$.

28. 已知概率母函数 $P(s,t)=s^i(e^{-\lambda t}+s(1-e^{-\lambda t}))^{k-i}$，

(a)确定 $p_n(t)$.

(b)求出 $E[X(t)]$.

(c)求出 $\mathrm{Var}[X(t)]$.

29. 考虑某一个可以用模型Ⅰ模拟的过程并对其进行讨论。

30. 假设 $i=1$，k 和 λ 的值如习题 24 中给定，画出 $E[X(t)]$和 $SD[X(t)]$的图形。

31. 假设 $i=1$，k 和 λ 值如习题 25 所给定，画出 $E[X(t)]$和 $SD[X(t)]$的图形，并将其与习题 30 中 $E[X(t)]$和 $SD[X(t)]$的图形进行比较。

32. 考虑不同的 λ 的值。假设 $i=10, k=500$，对应于 λ 的每一个值画出 $E[X(t)]$和 $SD[X(t)]$的图形，并对这些图形进行比较和讨论。

5.4 模型Ⅳ

在最后这个模型中，我们将进一步说明，即使是对模拟过程作一些简单的修改也会导致数学上复杂性的增加。更有意思的是，对于某些现象来说，由于数学上的复杂性而很难建立其实际的模型。然而这样的问题已变得越来越少了，这主要是得助于先进的电子计算机以及计算机的运算速度。

模型Ⅳ是模拟过程变化的模型，然而在此我们只讨论两种可能的情况。

(1)假定在某一种群中有 n 个个体，其中每一个个体“正常”繁殖的速度都相同且为 λ，并且 λ 受到系统承受能力的限制。这也就

是说，随着该种群数量的增加，种群中每一个体的繁殖速度将会下降。我们可以用模型Ⅱ和模型Ⅲ中 λ_n 表示式的组合形式来表示上述情况，即

$$\lambda_n = \lambda\left(\frac{k-n}{k}\right).$$

上式中的 k 表示该种群数量的最大值。（在上式中，我们使用 $(k-n)/k$ 而不用 $k-n$，这是为了方便求解。）当 n 相对于 k 越来越小时，出生率 λ_n 就越来越接近于 λ，而当 n 越来越接近于 k 时，出生率就越来越接近于 0. 一般地，出生率可表为：

$$\lambda_n = \lambda(Ak - Bn)/k.$$

(2)我们可以把上述假设看作是一种流行病的简单模型。在这里我们假定这种疾病是会传染的，并且群体中的总人口数为 k. 特别地，我们将讨论未受感染的人数与总人数的比例 $(k-n)/k$. 对于这个模型，我们还假定：一旦某人感染上了疾病，则便一直处于被感染的状态。因此在这个问题中只存在两种状态，一种是已受感染的状态，另一种则是未受感染的状态，并且在这两种状态中，未受感染的状态可以转化为已受感染的状态，而不允许有其它的状态转化。在下面的讨论中，我们还假定了两种状态是均匀地混杂在一起的。设 k 是总人口数，n 是已受感染的人数，则有 $k-n$ 为未受感染的人数。归纳之，有

λ_n 表示在总人口中已有 n 人受感染时的感染率，

n 表示已受感染的人数，

k 表示总人口数，

$(k-n)/k$ 表示未被感染的人数在总人口数中所占的比例，

$$\lambda_n = \lambda\left(\frac{k-n}{k}\right).$$

如果我们对于 λ_n 进行仔细研究就会发现，当 n 较小时该病的传染率较高，这是由于有许多易感染的人与病患者接触而引起了感染。

随着未感染的人数减少而被感染的人数增多时，可能再被感染的人数就减少，这时 λ_n 的值也就较小。

以上两种过程都可以用确定性模型或随机模型进行模拟。

5.4.1 确定性模型

我们可以把以上所讨论的过程用确定性的方法表示为

$$N_{t+\Delta t} - N_t = \lambda N_t\left(\frac{k - N_t}{k}\right)\Delta t$$

这里 Δt 是一个很小的量。应用导数的定义可得

$$\frac{\mathrm{d}N_t}{\mathrm{d}t} = \lambda N_t\left(\frac{k - N_t}{k}\right).$$

对上式求解

$$\frac{\mathrm{d}N_t}{N_t(k - N_0)} = \frac{\lambda}{k}\mathrm{d}t$$

$$\frac{\mathrm{d}N_t}{kN_t} + \frac{\mathrm{d}N_t}{k(k - N_t)} = \frac{\lambda}{k}\mathrm{d}t$$

$$\frac{\mathrm{d}N_t}{N_t} + \frac{\mathrm{d}N_t}{k - N_t} = \lambda\mathrm{d}t$$

$$\ln N_t - \ln(k - N_t) = \lambda t + C$$

$$\ln\frac{N_t}{k - N_t} = \lambda t + C$$

$$\frac{N_t}{k - N_t} = e^{\lambda t}e^{C}$$

$$\frac{N_t}{k - N_t} = C_1 e^{\lambda t}.$$

上式中 $e^C = C$，解 N_t 得

$$N_t = \frac{kC_1 e^{\lambda t}}{1 + C_1 e^{\lambda t}}.$$

为了求 C_1 的值，考虑初始条件且设 $N_0 = i$，则

$$N_0 = i = \frac{kC_1 e^{\lambda \cdot 0}}{1 + C_1 e^{\lambda \cdot 0}} = \frac{kC_1}{1 + C_1}$$

因此

$$C_1 = \frac{N_0}{k - N_0}.$$

把 C_1 代入 N_t 的方程得

$$\begin{aligned} N_t &= \frac{k\left(\frac{N_0}{k - N_0}\right)e^{\lambda t}}{1 + \left(\frac{N_0}{k - N_0}\right)e^{\lambda t}} \\ &= \frac{kN_0e^{\lambda t}}{(k - N_0) + N_0e^{\lambda t}} \\ &= \frac{kN_0e^{\lambda t}}{k + N_0(e^{\lambda t} - 1)}. \end{aligned}$$

为了方便起见，我们可把上式改写为

$$\begin{aligned} N_t &= \frac{kN_0}{ke^{-\lambda t} + N_0(1 - e^{\lambda t})} \\ &= \frac{N_0k}{N_0 + (k - N_0)e^{-\lambda t}}. \end{aligned}$$

上式即为逻辑曲线方程，有时我们又称为s形曲线。以下我们来研究该曲线图形的特点。

由于我们有：

(1) $N_0 = i$.

(2) 当 $t \to \infty$ 时，逻辑曲线渐近于直线 k，即

$$\lim_{t\to\infty} N_t = \lim_{t\to\infty} \frac{N_0k}{N_0 + (k - N_0)e^{-\lambda t}} = k.$$

考虑下面问题：

(3) (a)逻辑曲线在什么范围上升或下降?

(b)逻辑曲线是否有极大值或极小值?

(c)是否存在拐点?

为了回答以上问题，我们可以考虑 N_t 的导数，即：

$$\frac{dN_t}{dt}=\frac{d}{dt}\left(\frac{N_0k}{N_0+(k-N_0)e^{-\lambda t}}\right)$$

然而，我们有：

$$\frac{dN_t}{dt}=\lambda N_t\left(\frac{k-N_t}{k}\right).$$

为了对曲线的上升和下降的情况进行研究，就需要知道 dN_t/dt 是大于零还是小于零。如果我们可以证明 $N_t>0$ 和 $N_t<k$，即 $0<N_t<k$，则易证 $dN_t/dt>0$. 因为

$$N_t=\frac{N_0k}{N_0+(k-N_0)e^{-\lambda t}}$$

上式又可表示为

$$N_t=\frac{k}{1+\left(\frac{k-N_0}{N_0}\right)e^{-\lambda t}} \qquad (14)$$

如果 $k>N_0$，也就是说，如果开始时人口数小于系统的承受能力 k，则有

$$\left(\frac{k-N_0}{N_0}\right)e^{-\lambda t}>0$$

由于 $e^{-\lambda t}>0$，$(k-N_0)/N_0>0$. 因此，

$$1+\left(\frac{k-N_0}{N_0}\right)e^{-\lambda t}>1$$

由方程(14)可知 $N_t<k$. 由于方程(14)的分母大于 1 且 $k>0$，故易知 $N_t>0$.

所以 $N_0<k$ 时，有

$$\frac{dN_0}{dt}=\lambda N_t\left(\frac{k-N_t}{k}\right)>0,$$

又由 $0<N_t<k$，故逻辑曲线是单调上升的。根据 $dN_t/dt>0$ 可推知该曲线没有极大值和极小值。

以下我们要来考虑曲线是否存在拐点。对 N_t 求二阶导数得

$$\frac{d^2N_t}{dt^2}=\lambda\left(\frac{k-N_t}{k}\right)\frac{dN_t}{dt}+\frac{\lambda N_t}{k}\left(-\frac{dN_t}{dt}\right)$$

$$=\frac{dN_t}{dt}\left(\lambda-\frac{\lambda N_t}{k}-\frac{\lambda N_t}{k}\right)$$

$$=\frac{dN_t}{dt}\left(\lambda-\frac{2\lambda N_t}{k}\right).$$

因此，当 $dN_t/dt=0$ 或 $\lambda-\frac{2\lambda N_t}{k}=0$ 或 $\frac{dN_t}{dt}=0$ 和 $\lambda-\frac{2\lambda N_t}{k}=0$ 时 $d^2N_t/dt^2=0$. 我们已知 $dN_t/dt\neq 0$，所以我们要确定是否有一个 N_t 的值使得 $\lambda-(2\lambda N_t/k)=0$. 如果

$$\lambda-\frac{2\lambda N_t}{k}=0$$

即

$$\lambda=\frac{2\lambda N_t}{k}$$

则有

$$N_t=\frac{k}{2}.$$

以下我们要确定当 $N_t=k/2$ 时所对应的时间 t. 由

$$N_t=\frac{k}{2}=\frac{N_0k}{N_0+(k-N_0)e^{-\lambda t}}$$

有

$$1=\frac{2N_0}{N_0+(k-N_0)e^{-\lambda t}}$$

$$N_0+(k-N_0)e^{-\lambda t}=2N_0$$

$$(k-N_0)e^{-\lambda t}=N_0$$

$$e^{-\lambda t}=\frac{N_0}{k-N_0}$$

$$-\lambda t=\ln\left(\frac{N_0}{k-N_0}\right)$$

$$t = -\frac{1}{\lambda}\ln\left(\frac{N_0}{k-N_0}\right).$$

由此可知当 $t=(-1/\lambda)\ln(N_0/(k-N_0))$ 时，曲线有拐点。

综合以上各点，可画出逻辑曲线的图形，见图 3.14. 以传染病为例子，我们知道当 $N_t<k/2$（即已染病的人数小于人口的 1/2 时，新染病的人数就以较快的速度增加，而当 $N_t>k/2$ 时，新染上疾病的人数就以较慢的速度增加。

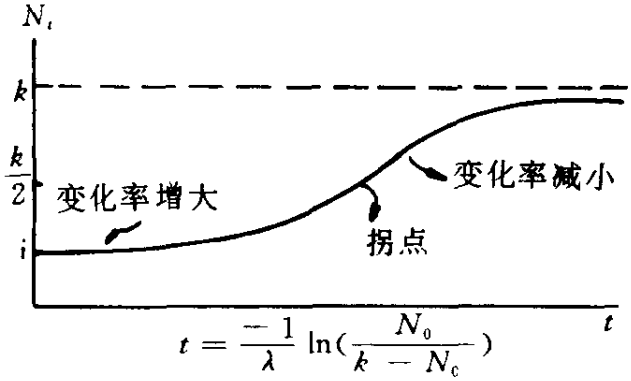


图 3.14

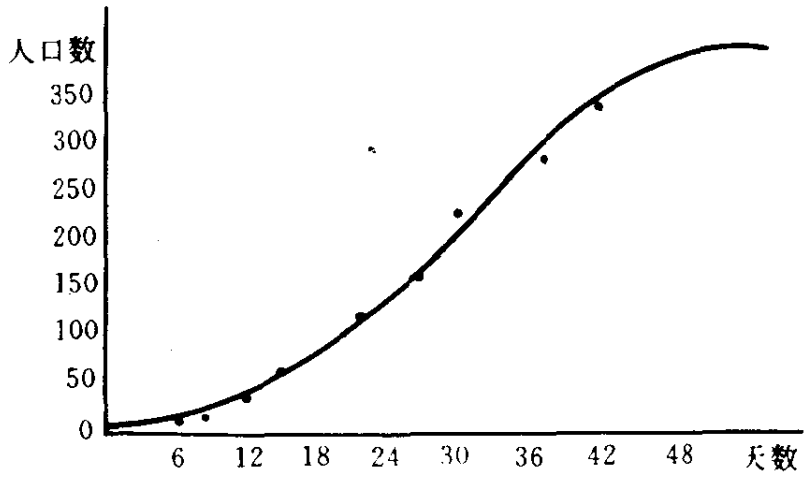


图 3.15*

图 3.15 表示的是一个在受控实验条件下，果蝇虫口增长的图

* 见 Batschelet[2]。该图经 Dover 出版局允许从 Lotka 的书[6]P69 中复制得到，其数据是由 R. Pearl 和 S. L. Parken 提供的。

形。图中的曲线与逻辑方程所给出的数据非常吻合。

5.4.2 随机模型

对以上过程进行随机模拟要用到出生率 $\lambda_n=\lambda n((k-n)/k)$. 把出生率代入方程(3)得:

$$p'_n(t)=-\lambda n\left(\frac{k-n}{k}\right)p_n(t)+\lambda(n-1)\left(\frac{k-(n-1)}{k}\right)p_{n-1}(t). \tag{15}$$

应用概率母函数的方法则可得:

$$\frac{\partial P(s,t)}{\partial t}=\lambda\left(\frac{k-1}{k}\right)s(s-1)\frac{\partial P(s,t)}{\partial s}+\frac{\lambda s^2(1-s)}{k}\cdot\frac{\partial^2 P(s,t)}{\partial s^2},$$

上式是一个二阶线性偏微分方程。该方程的求解是相当困难的。由此我们可以看到,我们所研究的数学模型一下子就转变为数学上非常复杂的问题了。我们不直接求解这个偏微分方程,但是我们能够通过 Laplace 变换解出方程(15)中的 $p_n(t)$. 由于对于 n,存在着使 $k-n=0$ 的值,因此我们必须采用摄动法来进行讨论。对于较小的 ε,令 $k_1=k+\varepsilon$,并将其代入方程(15)中取代原来的 k,则可以证明对应的概率 $p_n^{\varepsilon}(t)$ 为

$$p_n^{\varepsilon}(t)=\sum_{j=1}^{n}(-1)^{j+1}\binom{n-1}{j-1}\left(\frac{k_1-2j}{k_1-n}\right)$$

$$\prod_{i=1}^{n}\frac{(k_1-i)}{(k_1-(i+j))}e^{-\lambda j[(k_1-j)/k_1]t},n=1,2,\cdots,k$$

然而,根据这个式子,怎样找出一种合理的方法来近似 $E[X(t)]$和 $\mathrm{Var}[X(t)]$这仍是一个需要解决的问题。尽管对于许多模型来说,随机模型的 $E[X(t)]$就等于对应的确定性模型的解,但也不是所有的情况都是如此。不过应该指出,对于给定的 λ 值,借助于计算机来计算 $p_n^{\varepsilon}(t)$,$E[X(t)]$和 $\mathrm{Var}[X(t)]$的值是不难做到的。因此这个随机模型仍是可以算出结果并用于预测的。

我们介绍以上模型的原因之一就是为了说明,当在模型中引

进某些较实际的假设后，模型会变得非常复杂。

练　习

33. 对于模型

$$N_t=\frac{k}{1+\left(\frac{k-N_0}{N_0}\right)e^{-\lambda t}}$$

假设 $N_0=1, k=100, \lambda=0.693147$. 画出 N_t 的图形，并确定当 $N_t=k/2$ 时所对应的时间 t.

34. 在上一题中，假设 $\lambda=1.38629$，试比较并讨论其结果。

35. 考虑一组 λ 的值，对应于每一个 λ 的值画出 N_t 的图形（假设 $N_0=10$ 且 $k=500$），并把 N_t 的图形进行比较和讨论。

36. 讨论一个可以用逻辑曲线进行模拟的过程。

37. 模型 N 可以用来对购买一种新产品（如一种叫拍立得的照相机，一种新型的汽车）的人数进行模拟，讨论怎样应用模型 N，并解释 k、λ 和 N_0 对应于什么情况。

38. 应当怎样改进传染病模型中的表达式，使之更符合实际情况？

39. 考虑应怎样改进一般微分方程组才能使其表示死亡的情况或表示同时有出生和死亡的情况。

5.5 小结

在这一节中，我们将对前面已讨论过的四个模型简要地小结一下。

模型 I：

(1)确定性模型：如果 $N_{t+\Delta t}-N_t=\lambda\Delta t$，则 $N_t=N_0e^{\lambda t}$.

(2)随机模型：在 $\lambda_n=\lambda n$ 的单纯繁殖过程中

(a)$p_n(t)=e^{-\lambda t}(\lambda t)^n/n!$；

(b)$E[X(t)]=\lambda t$；

(c)$\mathrm{Var}[X(t)]=\lambda t$.

模型 II：

(1)确定性模型:如果 $N_{t+\Delta t}-N_t=\lambda N_t\Delta t$,则 $N_t=N_0e^{\lambda t}$.

(2)随机模型:在 $\lambda_n=\lambda$ 的单纯繁殖过程中

(a)如果开始时种群的数量 i 等于 1,则有

(i)$p_n(t)=e^{-\lambda t}(1-e^{-\lambda t})^{n-1}$,

(ii)$E[X(t)]=e^{\lambda t}$,

(iii)$\mathrm{Var}[X(t)]=e^{\lambda t}(e^{\lambda t}-1)$;

(b)如果开始时种群的数量等于 i,则有:

(i)$p_n(t)=\binom{n-1}{n-i}(e^{-\lambda t})^i(1-e^{-\lambda t})^{n-i}$,

(ii)$E[X(t)]=ie^{\lambda t}$,

(iii)$\mathrm{Var}[X(t)]=ie^{\lambda t}(e^{\lambda t}-1)$.

模型Ⅲ:

(1)确定性模型:如果 $N_{t+\Delta t}-N_t=\lambda(k-N_t)\Delta t$,则

$$N_t = N_0 + (k - N_0)(1 - e^{-\lambda t}).$$

(2)随机模型:在 $\lambda_n=\lambda(k-n)$,且开始时种群的数量等于 i 的单纯繁殖过程中,有

(a)$p_n(t)=\binom{k-i}{n-i}(1-e^{-\lambda t})^{n-i}(e^{-\lambda t})^{k-n}$;

(b)$E[X(t)]=i+(k-i)(1-e^{-\lambda t})$;

(c)$\mathrm{Var}[X(t)]=(k-i)(e^{-\lambda t})(1-e^{-\lambda t})$.

模型Ⅳ:

(1)确定性模型:如果 $N_{t+\Delta t}-N_t=\lambda N_t((k-N_t)/k)\Delta t$,则

$$N_t = \frac{k}{1 + \left(\frac{k - N_0}{N_0}\right)e^{-\lambda t}}.$$

(2)随机模型:在 $\lambda_n=\lambda((k-n)/k)$* 单纯繁殖过程中

---

* 此处原文误为 $\lambda_n = \lambda_n((k - n)/k)$. ——译注

$$p_n^{\epsilon}(t) = \sum_{j=1}^{n}(-1)^{j+1}\binom{n-1}{j-1}\binom{k_1-2}{k_1-n}$$

$$\sum_{i=1}^{n}\frac{(k_1-i)}{(k_1-(i+j))}e^{-\lambda j[(k_1-j)/k_1]t}, n = 1,2,\cdots,k.$$

参 考 文 献

[1] N. T. J. Bailey, *The Elements of stochastic Processes*. New York: Wiley, 1964.

[2] E. Batschelet, *Introduction to Mathematics for Life Scientists*. New York: Springer—Verlag, 1971.

[3] D. R. Cox and H. D. Miller, *The Theory of stochastic Processes*. New York: Wiley, 1965.

[4] W. Feller, *An Introduction to Probability Theory and its Applications*, Vol. I, 3rd ed. New York: Wiley 1968.

[5] S. Karlin, *First Course in Stochastic Processes*. New York and London: Academic. 1966.

[6] A. J. Lotka, *Elements of Mathematical Biology*. New York: Dover., 1956.

[7] H. Marcus—Roberts and F. S. Roberts," Malaria (models of the population dynamics of the malaria parasite)," this volume, chapter 5.

教 师 参 考

预备知识 本章的预备知识是根据本章中所用到知识的情况而定的。对于那些只想作一大概了解而不打算花更多的时间详细地弄清其数学细节的读者来说，他们可以省略掉本章中许多的内容，这些人只需要具备微积分(两个学期)和概率论的知识即可。本章中的某些细节则要求读者具备更多的微分方程和偏微方程方面的知识。

注 本章适合于作为概率论、微分方程和建模方面的课程来讲授，而其中确定性模型的内容则可作为微积分方面的课程来讲授。

时间 快速阅读完本章只需花不到两个小时的时间，然而我

们并不提倡这种学习方法。详细地学完本章大约需要花几周的时间。

第 4 章

多物种生态系统动态发展之数学模型的一些实例

H. R. Van der Vaart *

序　言

这一章所使用的数学知识包括以下几个方面。第一，微积分学的知识，特别是不定积分的内容贯穿了整章；第二，大量地使用了等向线——方向场方位。附录 A 中的 A.1 和 A.2 介绍了这种方法；第三，为了研究微分方程在奇点附近的性质，本章还使用了线性化方法。关于这种方法我们在附录 A 的 A.3 和 A.4 中进行介绍。此外，1.6 节中还研究了有关微分方程的其它一些问题，本章所需要的大部分数学知识在这一节中被使用（更详细的情况请参阅所引用的文献）。

读者可以自由地跳过某些章节，例如，1.6 节或 2.3 节，也可以按照教师安排的顺序来进行学习。一些需要更为复杂数学知识的习题也可以暂时放弃。读者可以详细地复习 A.3 节和 A.4 节的

* Department of Statistics, North Carolina State Vniversity, Raleigh, NC 27650.

内容，也可以只是了解其中提到的结论。最后应该指出，我们主要是使用分析的方法和几何的方法来进行讨论的，但以往的经验告诉我们，用模拟或数字计算机作为辅助手段来进行学习是非常有效的，这只需要适当的指导便是可行的。

根据各人所选择内容的不同，学完这一章大约需要 4～10 周的时间。读者除了注意到附录 A 所提供的数学工具之外，也请注意一下附录 B（参考文献）和附录 C（提示及答案）。

1. 引　　言

1.1 背景知识

“生态系统”(ecosystem) 一词是 Tansley 在文章 [63] 中首先提出来的。一个生态系统包括了若干生物（可以属于许多不同的种类）和它们赖以生存的环境，还包括了生物之间、生物与环境之间的相互影响，而所有这些因素都存在于自然界中某一没有明确边界也不孤立存在的区域之中。Sukachev 创造的“生物地理群落”(Biogeocoenosis) 一词可能更富于启发性，它多少含有一点生物社会（群落）和生存环境（群落生境）之间存在着相互影响复杂关系的意思。

H. Ellenberg 在 [12, p. 2] 中指出：“每个生态系统在大小和结构上可以有很大的不同，整个地球就是一个生态系统，这是唯一不受其它生态系统影响的生态系统。一个小岛，一片森林，一个牧场，一颗长满苔藓和细菌的腐烂残干，甚至路面上暂时存在的一个泥坑，所有这些自然现象都可以称之为生态系统。因此，生态系统不仅在大小，持续时间、种类，而且在与其它生态系统的依存关系上都可以存在很大的差别。”

我们需要强调一下（参阅 J. Balogh 的专著 [6，p. 26]），生物群落和生存环境在自然界中都不是孤立存在的，只是为了考虑问题的方便才把它们分别提出来。

在生态学问题数学模型的建立上，一项长期努力的工作是研究同一生态系统中属于不同种类的生物个体数量的变化规律。U. d'Ancona 的专著 [3] 是有关这一内容的一本较好的入门书。我们将在假定系统与外界没有发生交换的情况下讨论这类问题的几个数学模型（也即是，这种理论只适应于系统与外界没有交换的情形）。我们还假定系统具有确定的空间边界（这是 Ellenberg 提出来的），这样便可以根据系统中个体的总数或密度（单位面积或单位体积中个体的数目）来描述系统。这两个假定对人口动力学问题中有关数量方面的研究是有明显的实际意义的。例如，在考虑昆虫繁殖，渔场生产，人口爆炸等问题上便是如此。

在一个生态系统中，任意两个物种之间都存在某种关系，例如：

(a) 捕食者——被捕食者的关系（一类物种被另一类物种吃掉）或寄主——寄生物的关系（“一种小生物的生存是以消耗较大动物或植物的营养物质为代价的”，请参阅 W. C. Allee 等人的专著 [2，P. 253]）；

(b) 共生的关系（“生物之间共生的相互关系”，见 W. C. Allee 等人的专著 [2，P395]，或“物种之间互利共存的关系”，见 [2，P710]，有的作者称这种关系为互惠共生，也有人称之为共生）；

(c) 互相竞争的关系（“相同物种或不同物种之间互相竞争的关系”，见 [2，P395]），例如，同时从周围环境中获取相同东西的大量的竞争现象。

1.2 生态系统动态发展数学模型的起源

如果问到对这一学科的产生及发展起着重要作用的科学家的

名字，那么首先要提到的就是 Vito Volterra. 根据 V. Volterra 传记* 的记载，早在 1901 年 Volterra 对数学在生物（和社会）中的应用就发生了兴趣，虽然在 1925 年以前，他在这个领域中的研究工作还没有多大进展，但是在与 U. d'Ancona 讨论了关于阿里阿海（在意大利的东边）捕鱼数量波动的情况之后，对这个问题的研究工作就有了迅速的发展。用 d'Ancona 的话来说："一开始 Volterra 就致力于研究这个问题的普遍性"。实际上，促使 Volterra 对这个领域进行普遍性研究的原因可以追溯到这一领域最早的一篇有关海洋生物的文章，也就是由 R. Comitato Talassografico Italiano 出版的有 142 页的回忆录（Variazioni e fluttuazioni in Specie animali conviventi). 如果将 Volterra 理论研究的结果和促使这个学科发展的实际数据作一比较，那么将是很有趣的，有兴趣的读者可以查阅 d'Ancona 的专著 [3] 中列出的参考文献。

这里应该提到的另外两位对这个学科的早期发展有突出贡献的学者，他们是：Alfred J. Lotka 和 G. F. Gause（有别于数学家 C. F. Gause). Lotka 的一些研究工作实际上比 Volterra 还要早一些，读者可参阅 Lotka 的专著 [45, PP. 88—99, ch. 8]，其中就提到了他自己的一些研究工作。Lotka 研究工作的出发点似乎不只是考虑由 d'Ancona 提出来的那些实际问题，而是力求对"在任何给定的化合物中，支配物质分布的规律"[44, P. 216] 有一个全面的了解。Lotka 研究了许多化学系统，这可以参阅"单分子反应"[44, P. 204] 和"化学动力学问题是一类范围更广的问题的特殊情况"[44, P. 216]. Lotka 的文章 [44] 中，前半部分还讨论了出生率和死亡率的关系，年龄分布和寿命表这些研究人口问题的学者一直感兴趣的问题。Gause 是一个人口生态学专家，他主持过一些实际研究工作，从 Gause 的专著 [17] 中参考文献列出

---

* SirEdmund Whittaker, "Obituary Notices of Fellows of the Royal Society", 1941, reprinted in [68, pp. 5—39].

的 1934 年至 1935 年他所发表的文章以及 [17] 的总述中，我们可以清楚地看到，Gause 对验证 Volterra 的理论有着相当浓厚的兴趣（也可参阅 Gause 的文章 [18]）. 此外，Gause 对两物种相互竞争，总有一方完全占上风原理的建立也作出了突出的贡献（可参阅这一章的 3.3 节）。

1.3 这个学科的一些最新文献

自从 Lotka 和 Volterra 开创了这一学科以来，已经发表的文章就有好几百篇，其中既有进一步发展数学理论的文章，也有验证理论的实验工作（例如，前面提到的 Gause 的工作），甚至还有人提出了用非数学化理论对这一学科进行研究。

希望对这个学科有一个全面了解的读者，除了可选用前面提到的 Gause 和 d'Ancona 的专著之外（两本专著都是平装书），下面再介绍一些参考文献*。

J. Maynard Smith 在《生物学中的数学思想》[52] 中虽然只引用了几篇参考文献，但他在其第 2 章和第 3 章中所作的解释对读者是有帮助的。作者的另一专著《生态学模型》[53] 强调了理论模型的分析，书中列出了 87 篇参考文献，其中一部分是与实验观察有关的。

M. Williamson 的专著 [71] 主要涉及到了遗传学方面的问题，此书比 Smith 的书少采用了一些数学方面的处理，书中也提供了 286 篇参考文献。

D. B. Mertz 的专著 [54] 主要提出了不确性观察的思想和面甲虫模型，书中列出了 102 篇参考文献。

R. H. MacArthur 的《地理生态学；种类分布模型》[47，ch.

---

* 这里列出的参考文献中，前五条目对于主修数学的本科生来说应该是没有太多的困难，接着列出的第六至第八条目深度更高一些；最后列出的完全是研究生水平的参考刊物。

2] 讨论了竞争和灭亡的问题。

M. P. Hassell 在《节肢捕食者——被捕食者系统的动力学》[26] 中列出了 280 篇参考文献，其中大部分是描述观察工作的，理论方面的工作不多，并且许多模型都是离散时间模型。

R. M. May 的专著 [50] 主要是理论方面的工作，也有少量的实验工作，书中提供了 230 篇参考文献。

M. B. Usher 和 M. H. Williamson 主编的《生态稳定性》[65] 收集了有关课题的 12 篇文章，其中既有理论方面的研究，也有实验方面的工作，每篇文章都附有参考文献（大约有 1～2 页长）。

N. S. Goel 等人发表在《现代物理评论》(Vol. 43, PP. 231－276, 1971 年 4 月) 上的文章 [21] 是物理学家在 Volterra 模型上建立超结构的尝试。

还有一些杂志也经常发表有关的文章，例如下面的刊物：The American Naturalist, Theoretical Population Biology, Acta Biotheoretica, Bulletin of Mathematical Biology (原名为：Bulletin of Mathematical Biorhysics), Journal of Theoretical Biology, Mathematical Bioscience 和 Ecology.

1.4 模型数学水平与现实性的说明

考虑到这个正在不断发展的领域丰富的内容以及读者对象是大学本科学数学的学生，这里我们只介绍这个领域早期的一些工作。要在这短短的篇幅中使读者对这个领域的发展情况有一个全面的了解，那是很难做到的。虽然一些新的进展所使用的数学知识和以下我们将使用的数学方法相差不大，但是随着研究的深入，要使所建立的模型更接近于客观实际，就必定需要更为复杂的数学工具和计算机程序（这是因为一些复杂的数值方法）。因此在这里我们还不可能令人满意地建立诸如地球，森林，甚至是院子后

面的一个小坑这样一些实际问题的模型。

然而这是没有什么值得遗憾的，我们只要回顾一下近几十年来许多数学家和生物学家走过的道路就会发现，这种情形是很自然的。现在许多高等学校的物理教程也都不可能全面地介绍本学科研究的全部内容，更何况生态系统是更为复杂的学科。我们期望读者在学完了这一章之后，将可以达到能够读懂如 American Naturalist 这类刊物那样的水平，当然读者未必能写出这种水平的文章来。在这一章中，读者也将学到在研究一阶非线性常微分方程组（特别是二维的情况）解的性质中非常有用的一些数学技巧，它们在其它的应用领域中，也是非常有用的。

下面我们谈谈有关建立生态系统数学模型的问题。首先提到的是 Volterra 的捕食者——被捕食者模型，它虽然得出了一些有趣的结果，但是由于这个模型做了许多简化假定，所以实际上这个模型并没有包含多少生物上的意义。继 Volterra 模型之后提出来的模型则由于较为复杂，以致没有办法用分析的手段来进行解决，我们只能用定性方法或借助计算机用数值方法来进行研究。由此看来，在建立数学模型时，过于简化则会失去生物上的意义，而稍为复杂一点的模型则又找不到解析解。尽管做了所有这些工作，从生物学角度来看，这些模型仍然是太简单了，于是有些人失去了研究的信心。当然没有理由如此失望。生态学家对这些模型进行了研究，并且设计了大量的实验以否定它们或者发展它们。这正是科学发展的途径，一方面是观察和实验，另一方面则是理论的推演，二者互相检验，不断推进，但是最终正确与否或许永远也难下定论。许多数学家觉得这种不能得到确切答案的研究没有多大意思，但是凡是立志于研究生物科学或社会科学的应用数学家都应该意识到，他们所提出的每一个实际模型都有可能受到批评或被人们所否定，这或许不是因为数学上的原因，而是因为他的模型不符合生物的（或社会的）实际背景。

为了培养读者批判，改进的思维方法，这一章中各部分都提出了一些讨论题。在这些讨论题中，要求读者来考虑研究所讨论模型的不足之处，并且解释为什么该模型在某一方面是不足的，然后再提出改进模型的方法。如果有合适的计算机设施，也可以把学生分成小组用数值方法来检验这些改进后的模型。通过计算，同学们可能发现改进后模型的解更符合实际，也可能发现比原来的模型更为糟糕。应该指出，这些讨论题不拘一格，也没有标准答案，这样做的目的纯粹是为了培养读者“吹毛求疵”的能力。

尽管这一章力求培养读者的批评观点，但在考虑问题的时候，注意不要忽视模型的实际背景，事实上，被讨论的主要模型都是正式发表的，它们都不是为我们这个目的而设计的。

最后要提到的是用实验或观察数据来检验模型的问题。由于生物学家更喜欢用图象来反映实验观察的结果，所以在写这一章的过程中，作者一直没有找到一本给出实际实验数据的参考书，虽然 Leigh 的文章［38，PP. 58－60］给出了一些数据表，但是这些数据实际上也是从某一个图像上读出来的（见该文章中 53～56 页上的叙述）。读者也可以从反映实验结果的图象上自己读出数据来对模型进行检验，至于模型和数据的拟合问题，读者只能作一估测。优化统计方法是一个很活跃的研究课题，不过粗略的估计也可以从相平面上表示实验数据的点上得到。

1.5 模型的数学特点

我们首先讨论仅包含两个物种，即二维系统的数学模型（后面将加以推广）。这种系统在自然界是很少见的，但实验室中却一直在研究这一类系统（例如，见 Gause 的专著［17］和 HuffaKer 的文章［30］），我们之所以要先来研究这类系统，其原因之一是因为它易用于教学，借助纸和笔或者黑板就可以将系统表示出来，并且系统的许多数学性质也可以用简单的方法来进行研究，因此

先学习这类系统，对初学者是比较容易接受的。同时我们也应该指出，在许多实际问题中，往往不能用二维来描述系统，切合实际的描述往往需要涉及到更高的维数（例如，参阅第 4 节中围绕方程（25）的讨论），不过所采用的数学方法在很多地方与二维问题是相似的，当然也有一些方法在研究二维系统的时候是没有接触到的。总的来说，高维的生态系统是非常普遍的，但在这一章中我们的着重点还是放在二维系统的研究上。

我们讨论的模型的另一特点是确定性，这或许被认为是不太符合实际的。这些模型没有考虑许多难以控制的干扰因素，虽然这些因素刻划了许多生物实验的特征，并且其影响可以从[17]中的图 24 和图 25（pp，106—107）中明显地反映出来。我们将讨论限制于确定性模型有几个方面的理由。第一，这个学科的创始人就是这样处理问题的，当时研究的问题可能是物理学方面的，并且从过去至现在发表的许多文章也都是有关确定性的问题，正象前面所说的，作为这个学科的一个导引，把问题限制在确定性的范围内进行讨论是最为合适的；第二，大多数随机模型在数学上是难以处理的，处理这些模型一般都需要从离散模型入手（参阅 1.6 节讨论题 1），利用计算机进行模型研究（例如，Bartlett 的文章 [7]，Leslie 和 Gower 的文章 [42]，Leslie 的文章 [41]），虽然这给我们提供了应用计算机处理数学问题的机会，但是在这里我们不打算把研究的重点放在这一方面。从有关研究随机模型的文献（例如，Reuter 的文章 [59]，Iglehart [32]，Tsokos 和 HinKley [64]）可以看出，研究这一类问题所需要的知识准备已经远远地超出了我们讨论的范围；第三，确定性模型是研究随机模型的基础（参阅 Feller 的文章 [14]，Neyman 等人的文章 [55]，Mertz 的文章 [54]），掌握了确定性模型的研究方法，对进一步学习随机性模型是大有裨益的。总而言之，先研究确定性模型对刚刚接触这个学科的读者来说是最为合适的，但是如果要深入研究这一学

科，那么就必须掌握更多的知识了。

最后应该指出，我们在这一章中讨论的模型大多数是用微分方程来表示的，这里自然隐含着三个方面的假设：(α) 模型是根据现在来预测不远的将来，而与过去的情况无关；(β) 在长度为 h 的短时间间隔中，状态变量的增量可以用以 h 为变量的特定类型函数来表示；(γ) 模型是连续而不是离散的。下面我们分别来解释这三个方面的假定所包含的意思。

(α) 此处的模型可以作为下述一类模型之子集的极限情况。如果 $x(t)$ 表示物种 1 在时刻 t 的数量，$y(t)$ 表示物种 2 在时刻 t 的数量，那么从时刻 t 到时刻 $t+h$，两个物种的数量将依赖于 h，$x(t)$ 和 $y(t)$，可表为：

$$\begin{cases} x(t+h) - x(t) = F(h, x(t), y(t)) \\ y(t+h) - y(t) = G(h, x(t), y(t)) \end{cases} \tag{1}$$

讨 论 题

1. 试找出例子来说明从 t 时刻到 $t+h$ 时刻，函数的增量（即 $x(t+h)-x(t)$ 和 $y(t+h)-y(t)$）不仅仅依赖于 $x(t)$ 和 $y(t)$ 的情况。对这个问题，可以考虑人口增长的问题，分析增量 $x(t+h)-x(t)$ 和现在以及过去人口数量的关系。对于过去的情况起着重要作用的这类问题，我们就不能简单地用 (1) 式来表示，这时模型中的函数 $F(\ )$ 和 $G(\ )$ 也依赖于 $x(\ )$ 和 $y(\ )$ 在 t 时刻之前的值。

注 1 对于函数的增量与过去的情况有关的问题，例如模型：

$$\begin{cases} x(t+h) - x(t) = F(h, x(t), y(t), x(t-\tau), y(t-\tau)) \\ y(t+h) - y(t) = G(h, x(t), y(t), x(t-\tau), y(t-\tau)) \end{cases}$$

在数学上处理起来就要比 (1) 式困难得多（参阅 1.5 节的讨论题 5）. 因此，即使在人口问题的研究中，不考虑过去因素的影响是颇有争议的，人口统计学家如 Pearl 和 Reed 也一直采用模型 (1) 的形式来进行研究。基于同样的理由，这里我们主要讨论的模型

也是形如（1）式的模型。

（β）假定模型（1）中的函数 $F(h, x, y)$ 和 $G(h, x, y)$ 可分别表为 $h \cdot \varphi(x, y)$ 和 $h \cdot \psi(x, y)$，那么模型（1）可表为：

$$\begin{cases} \dfrac{x(t+h)-x(t)}{h} = \varphi(x(t), y(t)) \\ \dfrac{y(t+h)-y(t)}{h} = \psi(x(t), y(t)). \end{cases} \tag{2}$$

注 2 这个假设与物理学和化学中建模所作的假设是类似的。我们假定 $|x(t+h)-x(t)|$ 是 h 的增函数是很自然的，但是为什么增量 $|x(t+h)-x(t)|$ 不能与 $h^{1-\varepsilon}$ 或 $h^{1+\varepsilon}(\varepsilon>0)$ 成正比呢？这一点却是难以解释清楚的。换言之，虽然物理和化学上是根据单位时间内量的变化率来考虑问题的（实际上是根据诸如 $\dfrac{x(t+h)-x(t)}{h}$ 的量），但是对于生态理论，这样考虑是不是合适呢？

讨 论 题

2. 证明：在建模过程的下一步（见（r'））中，如果对 $F(h, x, y)$ 和 $G(h, x, y)$ 作弱一点的假设：记 $F(h, x, y) = h \cdot \varphi^*(h, x, y)$，$G(h, x, y) = h \cdot \psi^*(h, x, y)$，只要 $\lim\limits_{h\to 0}\varphi^*(h, x, y)$ 与 $\lim\limits_{h\to 0}\psi^*(h, x, y)$ 存在，就可以得到微分方程（3）.

（γ）最后，类似于物理学和化学中的建模（一个较好的例子见 [15, Vol. 1, §8—2, 8—3 和 9—5]，在这篇文章中，传统的速度定义被讨论），（1）式应对一切 h，不管是小量或不太小的量都成立，故令 $h\to 0$ 便可得到微分方程组

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = \varphi(x(t), y(t)) \\ \dot{y}(t) = \psi(x(t), y(t)) \end{cases} \tag{3}$$

注 3 这一假设对生物学家来说是不太容易接受的，因为他

们对人口数量的观察在时间上不可能是连续的，他们只能在离散的时刻进行观察，并且得到的数值（用 $x(t)$ 和 $y(t)$ 表示）也是离散的，而且也只能是整数值。从数学的角度来说，离散时间模型和连续时间模型并不是等价的（参阅 1.6 节），但从生物学的角度来说，我们可以把 x 和 y 理解为生物质量*，它是一个连续的量，或是理解为受微小随机扰动影响的离散变量的平均值，它也是一个连续的量。在 1.6 节中，将给出一些例子来比较离散时间模型和连续时间模型。

当我们接受了微分方程的观点作为生态系统建模的方法之后，剩下的主要问题就是怎样确定（3）式中的函数 $\varphi(\ )$ 和 $\psi(\ )$. 我们可以这样来考虑，如果物种 1 在某一时刻灭绝，则从那一时刻之后必有 $\dot{x}(t)=0$（没有迁移时）。同样的道理对 $\dot{y}(t)$ 也适合，从而有：

$$\begin{cases}\varphi(0,y)=0\\ \psi(x,0)=0\end{cases} \tag{4}$$

满足条件（4）的函数 $\varphi(\ )$ 和 $\psi(\ )$ 可以有各种不同的取法。一种传统的取法是令 $\varphi(x,y)=x\cdot f(x,y)$ 和 $\psi(x,y)$ $y\cdot g(x,y)$，其中 $f(\ )$ 和 $g(\ )$ 为有界函数。由微分方程组（3）可得：

$$\begin{cases}\dot{x}(t)=x(t)\cdot f(x(t),y(t))\\ \dot{y}(t)=y(t)\cdot g(x(t),y(t))\end{cases}, \tag{5}$$

或简记为：

$$\begin{cases}\dot{x}=xf(x,y)\\ \dot{y}=yg(x,y)\end{cases}, \tag{5a}$$

---

* 虽然研究人口动力学的学生容易地提出了生物质量的概念，将其作为一种用连续模型来描述现实中离散现象的处理方法，但我没有看到过有关这个概念的实例。我们可以用活重或干重作为生物质量的变量。

其中 x，y 是 t 的函数。下面将根据物种 1 和物种 2 之间的不同关系，（捕食者——被捕食者的关系；互惠共生的关系；互相竞争的关系），取几种特殊形式的函数 $f(\ )$ 和 $g(\ )$ 进行讨论。

注 4　一般地，初值条件都采用(4)的形式，但并非普遍适用，在后面的讨论中，对于例外的情况将加以特别的说明。

作为第一个简单的例子，也作为我们进一步讨论的准备，我们先来考虑一维人口数量增长的问题，这时(5)式可写为：

$$\dot{x}(t) = x(t) \cdot f(x(t)), \text{或} \dot{x} = xf(x) \qquad (5b)$$

这里 $f(x)=\dot{x}/x$ 是人口的相对增长率。在早期（实际上是在 Malthus 之后），人口统计学家认为：人口数量的增长不可能永远以一个不变的比率增长。人口数量存在一个最大值 k，这个最大值 k 是由环境因素确定的（k="环境的容许量"），并且当人口的数量越接近 k 时，$\dot{x}/x$ 越小。当 $x=k$ 时，应有 $\dot{x}/x=f(x)=0$；当 $0<x<k$ 时，$f(x)$ 应该是一个单调递减函数。具有这种性质的最简单函数之一是：$f(x)=r(1-x/k)$，因此微分方程(5b)便可表为：

$$\dot{x}(t) = rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K}\right), \text{或} \dot{x} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right). \qquad (5c)$$

这就是逻辑(logistic)方程（例如，参阅 Gause 的专著[17，*pp.* 32—44]）.

练　　习

1. 设 $\dot{x}(t)=rx(t)$，$t\geqslant t_0$，$x(t_0)=x_0$，r 为常数，求 $x(t)$.（指数增长或对数增长）
2. 证明：

$$x(t) = \frac{K}{1 + \dfrac{K - x_0}{x_0} e^{-r(t-t_0)}} \qquad (5d)$$

是初值问题

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = rx\left(1 - \dfrac{x}{K}\right) \\ x(t_0) = x_0 \end{cases}$$

的解（即式（5d）是满足初值条件$x(t_0)=x_0$的逻辑方程的解）。这个解在$t<t_0$中也有定义。

3. 取$r=0.01$，$K=800$，对应于$t>t_0$和$t<t_0$，画出由式（5d）所确定的函数$x(t)$的图像。值得注意的是，对于生物问题，x_0应满足：$0<x_0<K$，但是当$x_0>K$和$x_0<0$时式（5d）所确定的函数也是有定义的。分别作出$x_0<0$，$x_0>K$和$0<x_0<K$这三种情况所对应的函数图像。

4. 可以用下述的方法直接得到形如(5c)式的微分方程的积分曲线。对$t-x$平面上任一点，由方程(5c)可计算出$\dot{x}(t)$的值，这就是通过这一点的积分曲线在这一点处切线的斜率，过这一点作出一短线段来表示切线（图 4.1）. 由此我们便可以得到像磁场中小铁屑的分布那样的图形。按这种方法作出图像并将其与练习 3 的结果进行比较。

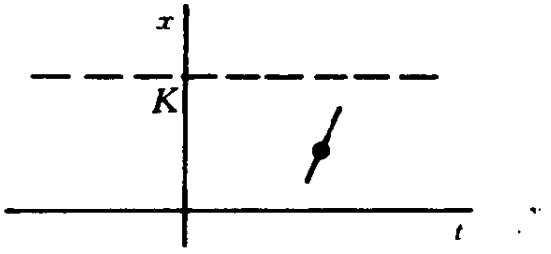


图 4.1

5. 投两条积分曲线具有相同的r，K和x_0值，但t_0值不等，比较这两条积分曲线，它们有什么差别?

讨 论 题

3. 从式（5d）的形式上看，$x(t)$似乎依赖于四个参数r，K，t_0和x_0. 证明：实际上，$x(t)$只依赖于三个参数。

4. 上面对（5b）式中的函数$f(x)$，特别地取为$r(1-x/K)$，其理由似乎过于简单，有人曾提出了几个合理化的方案，但是这些改进的方案，也仅仅是拟合了一些数据（例如，参阅 Pearl 和 Reed 的文章 [56]，[17] 中引用了他们的结果)。大约在 1839 年左右，Verhulst 在他的论证中提出了他的假定：在农业社会中，相对增长率开始时是无限制的上升的，直到临界状态b之后，它将以与实际超过b的部分成比例的下降。说明这一假设能否导出上面形式的$f(x)$的表达式。

5. 无论引起人口数量增长速度的减慢是什么因素，其结果不会是立即就显示出来的，因此有人提出了用微分方程

$$\dot{x}(t)=\frac{r}{K}x(t)(K-x(t-\tau)),\tau>0$$

替换逻辑方程。这个表达式说明了相对增长率的减少是与过去人口数量的多少

有关的。考虑用练习 4 给出的数学方法来处理上式中的 $x(t-\tau)$，你将会发现，这时不能象练习 4 那样先作出方向场，而必须用到 x 在两个时刻 t 和 $t-\tau$ 的值，然后再一步一步地作出积分曲线。考虑这时需要提供什么初值条件？对相同的参数 r 和 K，将逻辑方程的解与这个方程的解进行比较。可参阅 KaKutani 和 MarKus 的文章 [34].

1.6 离散时间模型和连续时间模型

在 1.5 节注 3 中，我们从侧面提到了离散时间模型和连续时间模型的比较问题。这主要体现在计算和建模两个方面，从数学的角度来说，两者虽然不同，但却是相互联系的，两者之间的一个重要差别就是步长的问题，计算机不能表示连续变量，为了使用计算机进行计算，首先必须将连续的量离散化，另一方面，当步长不断变小时，在许多情况下，便可以使得到的结果充分好地接近于问题的结果。

关于模型的离散化问题，首先要遵循模型应该与实际问题相一致的原则，也就是要符合客观实际，因此步长应该由实际情况来确定，比如说、可以用两次观察相隔的时间，也可以用一代，或者类似的一个非负量作为步长……生物学家反对选用与实际情况不相符的步长。因此对于这一类步长有实际意义的问题，一般就不采用步长不断变小的方法来逼近问题的精确解。下面我们提出一些问题让读者自己进行考虑。需要更详细了解这个问题的读者可参阅 H. R. Var der Vaart 的文章 [66]. 学生的设计作业可以很容易地从这一内容中找到。May 在文章 [5] 中也讨论了一些有关的问题。更专业化的课题在后来的工作中研究，例如 Li 和 Yorke 的文章 [43].

练　习

1. 微分方程

$$\dot{x}(t) = \lambda x(t), x(0) = \zeta$$

有解：

$$x(t) = e^{\lambda t} \cdot \zeta$$

差分方程

$$x(t+h) - x(t) = h\lambda x(t), x(0) = \zeta$$

有解：

$$x(nh) = (1 - h\lambda)^n \cdot \zeta$$

由差分方程，令 h→0，便可得到微分方程。对于 λ>0，h>0 的情形，差分方程的解的性态和微分方程的解 $e^{\lambda t} \cdot \zeta$ 相同；但对于 λ<0，h>0 的情形，当 |λh|>1 时，近似效果不好；当 |λh|>2 时，近似效果更不好。请验证这些结论。

2. 差分方程

$$x(t+h) - x(t) = (e^{\lambda h} - 1)x(t), x(0) = \zeta$$

当 h→0 时，收敛于练习 1 中的微分方程。证明无论 λ，h 取何值，差分方程的解与微分方程 $\dot{x} = \lambda x$ 的解在某个数的倍数所组成的一列点上取得完全相同的解值。

注 1 上面两道练习题说明了这样一个事实，存在两个或两个以上的差分方程（实际上有许多），当 h→0 时，收敛于相同的微分方程，但对有限步长，差分方程的解未必与微分方程的解相同。对于离散模型的建模者，问题在于如何选取适当的差分方程。关于这个问题，可参阅 Greenspan 的专著 [24].

练　习

3. 有的读者可能认为：减少步长总可以使差分方程的解与对应的微分方程的解之间的误差减少，下面举一个例子，说明情况并不完全如此。差分方程

$$x(t+2h) - 4x(x+h) + (3 - 2ah)x(t) = 0$$

也即

$$\frac{1}{2h}[x(t+2h) - 4x(x+h) + 3x(t)] = ax(t)$$

(a) 证明：若函数 $x(\ \ )$ 可微，则当 $h \to 0$ 时，左边的极限为 $-\dot{x}(t)$. 由此可知，似乎可通过这个差分方程来求微分方程 $\dot{x}(t) + ax(t) = 0$ 的近似解。（提示：应用有余项 $o(h)$ 的台劳级数。）

(b) 证明：仅有 $x(0)=\zeta$ 作为求解差分方程的初始条件是不够的，要确定差分方程的解还必须再给出一个条件，例如，设 $x(h)=\eta$（现在便可以由差分方程算出 $x(2h)$，$2(3h)$，…），当然为了使差分方程的解近似于 $\dot{x}(t)+\alpha x(t)=0$，$x(0)=\zeta$ 的解，$x(h)$ 的值 η 必须取得合适，我们可以取 $x(h)=\zeta e^{h}$.

(c) 证明：差分方程的通解为

$$c_1(2-\sqrt{1+2\alpha h})^{t/h}+c_2(2+\sqrt{1+2\alpha h})^{t/h},$$
$$t=0,h,2h,3h,\cdots\cdots.$$

根据差分方程导出递推关系，由递推关系我们只能求出 $t=0$，h，$2h$，$3h$，…时 $x(\ \ )$ 的值。

(d) 证明：当 t 固定，令 $h\to 0$，则有 $(2-\sqrt{1+2\alpha h})^{t/h}$ 的极限为 $e^{-\alpha t}$，而 $(2+\sqrt{1+2\alpha h})^{t/h}$ 的极限不存在，对于固定的 t，当 $h\to 0$ 时，它渐近于

$$3^{t/h}e^{\alpha t/3}.$$

然而当 $h\to 0$ 时，商 $(2+\sqrt{1+2\alpha h})^{t/h}/3^{t/h}$ 的极限为 $e^{\alpha t/3}$. 这就是本练习开头所指出的。事实上，对固定的 t，当 $h\to 0$ 时，$3^{t/h}$ 趋于无穷。因此，步长减小时，情况更糟。

(e) 使差分方程的解在 $h\to 0$ 时收敛的唯一方法是令 $c_2=0$，但在实际的数值分析中，这是不可能的。换言之，在数值计算中，不是通过差分方程的通解

$$c_1(2-\sqrt{1+2\alpha h})^{t/h}+c_2(2+\sqrt{1+2\alpha h})^{t/h}$$

来求数值解的，实际上是给定初值 $x(0)=\zeta$，$x(h)=\eta$，再由递推公式来进行计算的。即使是取 η 精确地“等于” $\zeta(2-\sqrt{1+2\alpha h})^{t/h}$，但是由于计算机进行数值处理的时候，存在一个微小的误差，所以经过几步的迭代运算以后，近似值与理想值 $\zeta(2-\sqrt{1+2\alpha h})^{t/h}$ 的误差便会越来越大，由于因子 $3^{t/h}$ 当 $h\to 0$ 时是发散的，所以当 h 越小时，误差所导致的发散便越快。

(f) 这个练习属于“线性多步法的数值稳定性”的内容，读者可参阅 Lapidus 和 Seinfeld 的专著 [37] 中的 3.2 节。

(g) 让我们重复一下，这个练习说明了对于渐近于某一微分方程的差分方程，即使可以控制其步长，当步长减小时，近似结果不一定变得更好，事实上，可能会更差。

现在回到我们最初的论点。对于当其步长 $h\to 0$ 时，与所有物理科学的模型一样，导致某一微分方程的差分方程，当 h 为有限值时之解可能与其（极限情形的）微分方程之解很不一样。

练　习

4. 微分方程

$$\dot{x}(t) = -[x(t)]^2, x(t_0) = \zeta$$

有解

$$x(t) = \frac{1}{\frac{1}{\zeta} + t - t_0}$$

分别研究当 $\zeta=200$，$\zeta>0$，$\zeta=0$，$\zeta<0$ 时，解曲线在 $t>t_0$ 中的形状。

差分方程

$$x(t+h) - x(t) = -h[x(t)]^2, x(t_0) = 200, h = 0.01$$

可以化为：

$$x(t+h) = x(t)[?]$$

计算 $x(t_0+0.01)$，$x(t_0+0.02)$，$x(t_0+0.03)$ 和 $x(t_0+0.04)$，并将其结果与微分方程的解进行比较。对差分方程

$$\frac{1}{x(t+h)} - \frac{1}{x(t)} = h, x(t_0) = 200, h = 0.01,$$

进行同样的计算和比较。

证明：当 $h\to 0$ 时，这两个差分方程都收敛于同一微分方程 $\dot{x}=-x^2$.

5. 证明逻辑方程（见 1.5 节练习 2）：

$$\dot{x}(t) = \rho x(t)\left(1 - \frac{x(t)}{\alpha}\right), x(0) = \zeta \in (0,\alpha)$$

的解在点 $t=0$，h，$2h$，…上与方程

$$\frac{\alpha}{x(t+h)} - 1 = \left(\frac{\alpha}{x(t)} - 1\right)e^{\rho h}, x(0) = \zeta \in (0,\alpha)$$

的解重合。并证明后一个方程可化为：

$$x(t+h) = \frac{\lambda x(t)}{1+\beta x(t)}, \text{其中 } \lambda = e^{\rho h}, \beta = ?$$

讨　论　题

1. 练习 5 中的差分方程 $x(t+h) = \frac{\lambda x(t)}{1+\beta x(t)}$ 一直被 Leslie（见 Leslie 的文章

[40]）作为研究离散逻辑模型性质的随机模型。给定 t 时刻 $x(t)$ 的值，把 $x(t+h)$ 作为具有平均值 $\lambda x(t)\cdot[1+\beta x(t)]^{-1}$ 和方差可有各种不同取法的正规随机变量的值，在这里，Leslie 选取了与 $x(t+h)$ 的平均值成正比例的方差。用随机数表和计算器，根据不同选取的方差进行计算，并将结果与对应的非随机逻辑模型进行比较。

2. 捕食者——被捕食者模型

2.1 Lotka—Volterra 模型

考虑一个由两类动物组成的生态系统，其中一类动物被另一类动物（捕食动物）所捕食。设 x 表示被捕食动物的数量，y 表示捕食动物的数量，在某一时刻，若系统中没有捕食动物，只有被捕食动物，并假设系统中有充足的食物和足够大的空间，那么被捕食动物的数量将按指数方式增长，即

$$\dot{x}(t) = x(t)r_1 \tag{6a}$$

这里 $r_1>0$，表示相对增长率。现在允许一些捕食动物进入系统，那么这两类动物中有一部分必定相遇，其结果是捕食动物吃掉了被捕食动物，因此被捕食动物的增长率 $\dot{x}(t)$ 应该小于 $r_1x(t)$，其差应该与每单位时间内两类动物相遇的多少成比例，而相遇的多少应该与两类动物的数量有关，两类动物的数量越多，相遇的可能性就越大，因而相遇的机会应该是 $x(t)$ 和 $y(t)$ 的单调增函数。类似于化学动力学的方法（例如，参阅 Boudart 的专著[8]中的第 42—51 页），Lotka [45, P. 88] 假设这个函数是 xy，因而 (6a) 式可修改为：

$$\dot{x}(t) = x(t)[+r_1 - py(t)]. \tag{6b}$$

同样，对于捕食动物，假设在某一时刻系统没有被捕食动物，只有捕食动物，在没有食物的情况下，捕食动物将饿死，因而数

量要减少，假设其下降规律为：

$$\dot{y}(t) = y(t)(-r_2), \tag{6c}$$

这里 $r_2>0$. 现在允许系统中进入一些被捕食动物，那么捕食动物死亡的速度将会减慢，这种减慢也应该是 $x(t)$ 和 $y(t)$ 的增函数，按照 Lotka 假设，(6c) 式应修改为：

$$\dot{y}(t) = y(t)[-r_2 + qx(t)]. \tag{6d}$$

注 1　Volterra 在 [67] 中没有用化学动力学的观点来分析 qxy 和 $-pxy$ 这两项，他只是论述了对于被捕食动物来说，因为捕食动物的存在，所以相对增长率应该比 r_1 小，而对于捕食动物而言，因为有被捕食动物，所以捕食动物的相对增长率应该比 $-r_2$ 大。然后他指出达此目的的最简单的方法就是分别减去一个与 $y(t)$ 成比例的项和加上一个与 $x(t)$ 成比例的项。

注 2　我们也可以这样来考虑，捕食动物需要 $y(t)r_2$ 的食物供应以保持其数量不减少，而超过的部分将贡献于捕食动物数量的增加，因而可得：

$$\dot{y}(t) = qx(t)y(t) - r_2y(t).$$

这与 (6d) 式相同。

注 3　方程 (6a) 表示在没有捕食动物时，被捕食动物的数量将按指数规律增长，这是不太符合实际的，因而我们需要修改一下 (6a) 式，使模型即使是在没有捕食动物存在的情况下，被捕食动物的数量也不会无限制的增长。一个传统的处理方法是逻辑方法。在没有捕食动物的情况下，应有：

$$\dot{x}(t) = x(t)[+r_1 - \delta x(t)]. \tag{6e}$$

从而 (6b) 式应修改为：

$$\dot{x}(t) = x(t)[+r_1 - \delta x(t) - py(t)],$$

即：

$$\dot{x} = x[+r_1 - \delta x - py]. \tag{6f}$$

同样地，(6d) 式可修改为：

$$\dot{y} = y[-r_2 + qx - \rho y]. \qquad (6g)$$

练　习

1. 证明：对 Volterra 的捕食者——被捕食者模型：

$$\begin{cases} \dot{x} = x(+r_1 - py) \\ \dot{y} = y(-r_2 + qx), \end{cases} \qquad (7)$$

其中 $r_1>0$，$r_2>0$，$p>0$，$q>0$. 作变换 $x=\beta_1 x_1$，$y=\beta_2 x_2$，可以把（7）式化为：

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(+r_1 + \alpha_{12}x_2) \\ \dot{x}_2 = x_2(+r_2 + \alpha_{21}x_1) \end{cases} \qquad (8)$$

这里 $\alpha_{21}=\alpha>0$，$\alpha_{12}=-\alpha_{21}=-\alpha$. 这种变换在讨论 n 维系统的模型中作用甚大。

2. 对（7）式应用相平面——等向线——方向场方法（见附录），并分析其周期性（见图 4.2）.

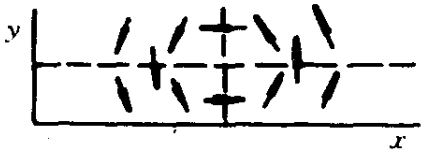


图 4.2

3. 方程组(7)能用分析的方法来处理，不是把 x 和 y 表为 t 的函数，而是先找出 x 和 y 的关系式，进而由 x 和 y 的关系式可以在 $x-y$ 平面上得到一簇闭曲线。实际上，可以证明：方程组（7）可化为：

$$\frac{\dot{x}(\square)[-\gamma_2 + qx(\square)]}{x(\square)} = \frac{\dot{y}(\square)[+\gamma_1 + py(\square)]}{y(\square)}.$$

对上式从 t_0 到 t 积分可得到：

$$\left[\frac{x(t)}{x_0}\right]^{-r_2} \frac{e^{qx(t)}}{e^{qx(t_0)}} = \left[\frac{y(t)}{y_0}\right]^{+r_1} \frac{e^{-py(t)}}{e^{-py(t_0)}}; \qquad (9)$$

并证明对给定的点（x_0，y_0），方程（9）确定了一条闭曲线*。当变动（x_0，y_0）时，闭曲线布满了第一象限。由这种方法得到的结果验证练习 2 所提到的快速图解分析法所得的结果。

---

* 证明虽然初等，但相当长，请参阅 [3，P. 84]. 这本书被列为重要参考书，因此在这里我们就没有多大必要给出其证明了。

注 4　读者已经看到了这样一个基本事实：在生命科学中，我们碰到的大多数微分方程是没有显式解的，甚至都找不到隐式解。可能有人会觉得没有什么意思，但是从事应用数学研究的工作者都必须与这些微分方程打交道，其实这正是计算机被发明制造的原因所在！人们可能认为数学在物理科学上的应用不会出现这种不可解的情况，其实并不然，在数学物理学科的早期发展阶段，几乎是每一个新出现的微分方程都要伴随着一个新函数的产生（例如，Mathieu 函数，Lame 函数，Bessel 函数等等）。对于不能求解的微分方程，科学工作者通过定义一个函数或者是引进一个符号来表示其标准型的特解，然后再通过这个函数或符号来表示方程的通解。由此可见，早期的物理学家就碰到了许多不能求解的微分方程这一事实。大约是到了非线性微分方程出现之后（这在生物数学的发展过程中很早就出现了，而在数学物理领域则经过了相当长一段时期），物理学家才停止了名字上的游戏，他们的一些研究工作就象我们现在的情况一样。

注 5　在数学界意识到数学物理中的特殊函数名单将永远没有完结时，他们便把注意点从寻找方程的解转移到由方程直接去研究解的性质，例如，时间趋于无限时，解的性质；奇点的个数以及奇点的性质；周期解的存在性；稳定奇点吸引域的范围等等称之为几何的或定性的性质。因为相空间（例如，上面例子中的 (x, y) 空间）中所有轨道之簇称为微分系统的相图，我们可以概括地说，随着非线性微分方程的不断出现，研究相图的拓扑性质也变得越来越重要。然而这种从寻求微分方程的解到直接根据微分方程研究解的性质的变化并不意味着由数字或模拟计算机得到的数值解没有什么用处，或是用分析的方法求解方程不再扮演一个重要的角色，这种变化恰恰是给我们研究微分方程开辟了一条新途径。当人们对生态，生物或其它领域中出现的数学模型不能找出其显式解的时候，人们就不至于失望了。有关微分方程解的

性质的研究，许多教科书在不同程度上涉及了这些问题，例如，Brauer 和 Nohel 的专著［9］（本科生水平），Hurewicz 的专著［31］（稍为高等一些），Aggarwal 的专著［1］（适用于高年级学生）和 Andronov 等人的专著［4］（高等且优秀的）。

练　习

4. 改进后的 Volterra 捕食者——被捕食者模型（包含了逻辑项）：

$$\begin{cases} \dot{x} = x(+r_1 - \delta x - py) \\ \dot{y} = y(-r_2 + qx - \zeta y). \end{cases} \tag{10}$$

其中 r_1，r_2，δ，ζ，p 和 q 都是非负常数。练习 1 中证明了存在变换 $x=\beta_1 x_1$，$y=\beta_2 x_2$ 使（7）式中 x 和 y 的系数矩阵化为了反对称矩阵：

$$\begin{pmatrix} 0 & \alpha_{12} \\ \alpha_{21} & 0 \end{pmatrix},$$

其中 $\alpha_{12}=-\alpha_{21}$. 对于方程组（10），这种变换是不存在的，为什么？

5. 应用相平面——等向线——方向场方法（参阅附录 A），分别对以下三种情况：

$$\frac{r_2}{q} < \frac{r_1}{\delta}; \frac{r_2}{q} > \frac{r_1}{\delta}; \frac{r_2}{q} = \frac{r_1}{\delta}$$

作出方程组（10）的相图。

6. 在练习 2 和练习 5 的基础上，进一步将非线性方程在奇点附近展开，然后研究线性部分所对应的矩阵（参阅附录 A 中的 $A.3$ 和 $A.4$），你能找出任何与上题结果矛盾的地方吗？

7. 练习 3 的另一种解法是从练习 1 的方程（8）出发，先求出

$$\begin{cases} r_1 + \alpha_{12}x_2 = 0 \\ -r_2 + \alpha_{21}x_1 = 0 \end{cases}$$

的解 (ζ_1, ζ_2). 因为 $r_1>0$，$r_2>0$，$\alpha_{21}>0$ 和 $\alpha_{12}<0$，所以有 $\zeta_1>0$，$\zeta_2>0$. 证明方程组（8）可化为：

$$\begin{cases} \dfrac{\dot{x}_1}{x_1} = \alpha_{12}(x_2 - \zeta_2) \\ \dfrac{\dot{x}_2}{x_2} = \alpha_{21}(x_1 - \zeta_1) \end{cases} \tag{11}$$

由方程组（11）的第一个方程乘以 $(x_1-\zeta_1)$，第二个方程乘以 $(x_2-\zeta_2)$，然后相加，再根据 $\alpha_{12}+\alpha_{21}=0$ 有：

$$\frac{\dot{x}_1}{x_1}(x_1-\zeta_1)+\frac{\dot{x}_2}{x_2}(x_2-\zeta_2)=0 \tag{11a}$$

积分可得：

$$x_1(t)-\zeta_1\log x_1(t)+x_2(t)-\zeta_2\log x_2(t)=\text{常数}. \tag{11b}$$

即：

$$[e^{v_1(t)}-v_1(t)]\zeta_1+[e^{v_2(t)}-v_2(t)]\zeta_2=\text{常数}, \tag{11c}$$

其中 $x_i=\zeta_i e^{v_i}$ $(i=1, 2)$.

注 6 （11b）式的左边等于一个运动常数或一个初积分，其结果与（9）式是等价的（见练习 3），但是这种求解方法较容易推广到多维系统。这个结果也证明了由（7）式或（8）式所定义的系统是保守系统。这个结论曾使一些具有物理背景的人很高兴（见 Kerner 的专著 [35] 和 Goel 等人的专著 [21]），因为他们看到了将经典力学和统计力学的研究方法应用到生态系统科学的可能性。但是令人遗憾的是，对稍微更具现实意义的模型（例如，见练习 4 中的微分方程组（10）和注 3）就不再是保守系统了。因此到目前为止，对这种努力是否有结果仍然存在疑问。另外对（11b）式中的运动常数，科学工作者还没有在生物上找到它的解释，Kerner 在一次理论生物大会上也指出了这一点（见 Jacobs 的文章 [33, P. 155]）.

讨 论 题

1. 读者可以分析一下，为什么练习 3 和练习 7 中应用的积分方法不能用于方程组（10）？当然不是说方程组（10）不存在解曲线 $(x(t), y(t))$，而是说方程组（10）的解曲线（或解曲线在 (x, y) 一平面上的射影）不能用简单的解析式子表示出来。
2. 在练习 5 中，$\delta/r_1 \gtrless q/r^2$ 这两种情况所对应的相图有很大的差别，在生物学意义上也有很大的差别。如果你告诉生物学家这个差别，他可能会问你：这两个不等式（$\delta/r_1 \gtrless q/r^2$）有什么生物背景？你将如何回答呢？
3. 在 Hirsch 和 Smale 的专著 [27] 中，给出了方程（7）的相图（图 4.3）. 请根据图 4.3 加以评论。

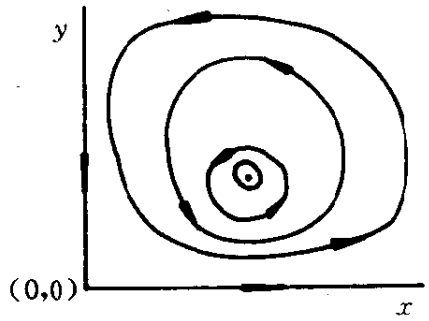


图 4.3

2.2 Lotka—Volterra 模型的评述和改进

实验表明（见 Gause [17]），在环境较为单一（如实验室）的情况下，捕食动物常常比理论上的推证要早一些吃完被捕食动物，但是如果环境相当复杂，被捕食动物有环境的庇护，这时理论值又要比实验值超前一些（例如，参阅 Huffaker 的文章 [30]，或 Flanders 和 Badgley 的文章 [16]）. 这种实验结果在理论值周围的摆动促使了 MacArthur 和 Connell [46] 对下面练习 1 和练习 2 所讨论的这类等向线的研究。

练　　习

1. 解释图 4.4 中虚线箭头所指的那条垂直等向线表明了捕食动物不能使被捕食动物灭绝。
2. 进一步地，见图 4.4 中的第二个图形，垂直等向线的右端朝下弯曲，这种弯曲在生物学上有什么意义吗？

Kolmogorov 在文章 [36] 中没有对 Lotka—Volterra 模型作过多的评论，但是他从与模型 (10) 稍微不同的角度推广了 Lotka—Volterra 模型。同样地，用 x 表示被捕食动物的数量，y 表示捕食动物的数量，他提出的模型是：

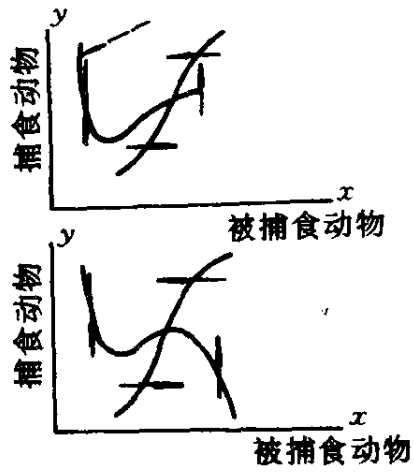


图 4.4

$$\begin{cases} \dot{x} = K_1(x) \cdot x - L(x) \cdot y \\ \dot{y} = K_2(x) \cdot y \end{cases} \tag{12}$$

练　习

3. 证明：Lotka－Volterra 模型（8）是模型（12）的特殊情况；改进后包含逻辑拥挤项的 Lotka－Volterra 模型（10）除去一项以后也是模型（12）的特殊情况。解释这里除去的这一项为什么与 Kolmogorov 导出模型（12）的基本假设相矛盾。Kolmogorov 的基本假设为：

（1）捕食动物的行为是彼此独立的，因此捕食动物吃掉被捕食动物的速率 L 和捕食动物的相关增长率 K_2 都与 y 无关，而只与 x 有关。

（2）系统中存在捕食动物时，被捕食动物的增长率 $\dot{x}$ 应等于没有捕食动物时的增长率减去由捕食动物所吃掉的被捕食动物减少的速率。

讨　论　题

1. 模型（12）的水平等向线（即轨线有水平切向的点的轨迹）是

$$K_2(x) \cdot y = 0$$

根据这个方程判别 Kolmogorov 给出的八个相图（图 4.5）中哪些可能是模型

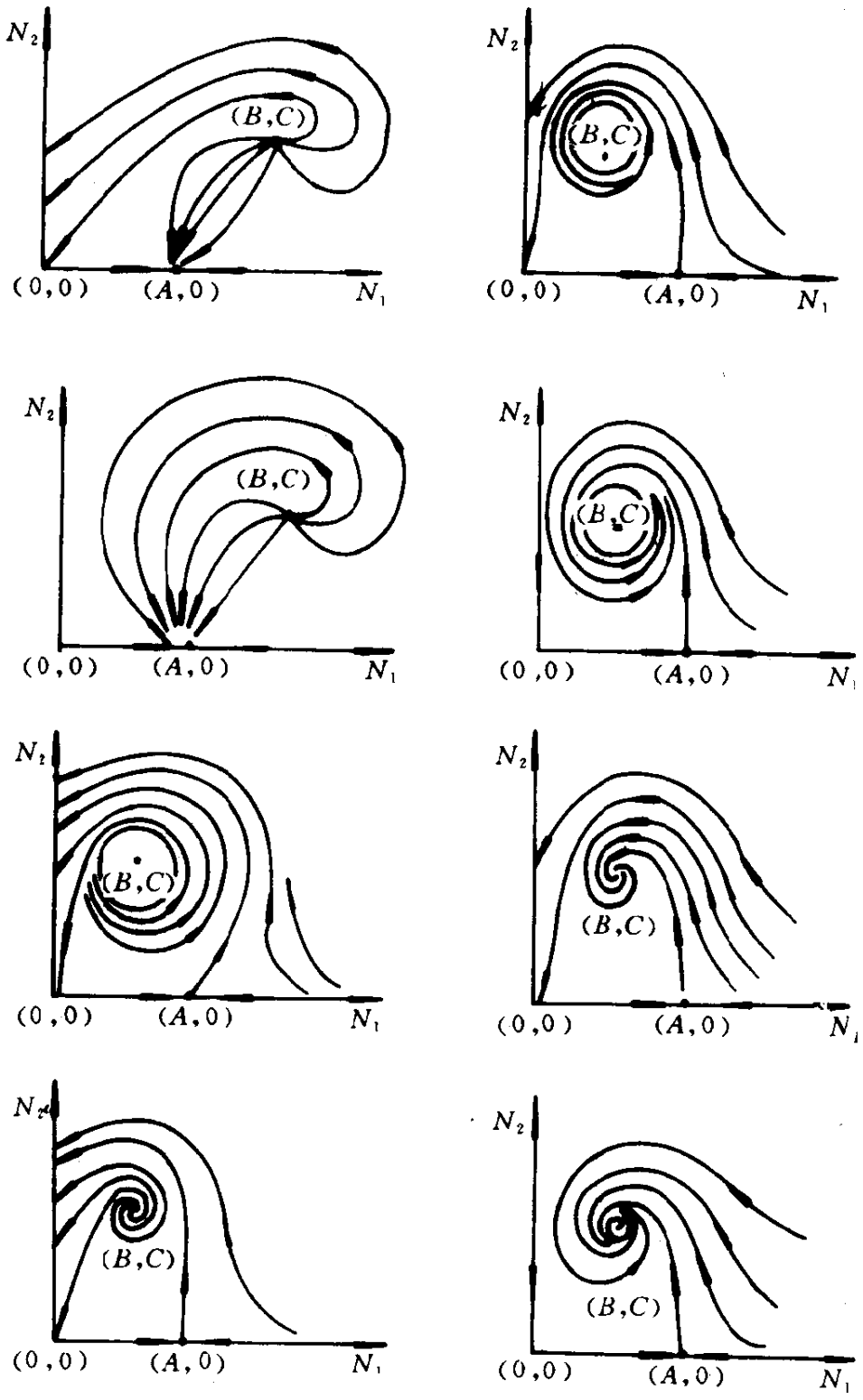


图 4.5　取自 Kolmogorov 的文章 [36, P. 105]. 这里 $N_1=x$, $N_2=y$

(12) 的相图。

2. 模型 (12) 的垂直等向线 (即轨线有垂直切向的点的轨迹) 是

$$K_1(x) \cdot x - L(x) \cdot y = 0$$

y 轴是否属于垂直等向线依赖于函数 $L(\ )$，为什么？y 轴不是垂直等向线的情况为 15 节的注 3 提供了一个例子 (另一个例子见 Holling 和 Ewing 的文章 [29] 中的插图，这个插图不是根据方程表示的模型 (如方程 3) 作出来的，它是由机器模仿而得到的。

3. 在讨论图 4.5 中的相图是否与垂直等向线方程相一致之前，需要分析一下函数 $K_2(\ )$，$K_1(\ )$ 和 $L(\ )$ 本身的性质。Kolmogorov 对这三个函数作了下面的假设，请讨论这些假设是否合理。

$K_1(x)$ 是单调减函数；$K_1(0) > 0 > K_1(+\infty) > -\infty$.

$K_2(x)$ 是单调增函数；$K_2(0) < 0 < K_2(+\infty)$.

对于 $x > 0$ 有 $L(x) > 0$；$L(0) = 0$ 或 $L(0) > 0$

在图 4.5 中，情形 2、6 和 8 对应于 $L(0) = 0$ 的情况，其它的情形对应于 $L(0) > 0$. 用垂直等向线检验这些相图是否合理。再检验奇点的位置并用线性化方法检验奇点的性质。对于其中的鞍点，求出通过鞍点轨线的两个极限方向。最后对情形 1、3、4、5 和 7 检验轨线与 y 轴的交角。

关于最后这一点，Kolmogorov 注意到，轨线将通过 y 轴到达左半平面，这在实际上是不可能的 (考虑生物意义)，因此他对模型作了这样的修改：当轨线到达 y 轴时，第一个方程不起作用，而只有第二个方程起作用，这时 $x =$ 常数 $= 0$.

Leslie [40, P. 20] 对模型 (7) 以及 2.1 节中注 3 的论述有不同的看法，他认为模型没有考虑到竞争的因素 (这是容易通过加入 $-x^2$ 和 $-y^2$ 来修改的)，而且更欠周全的是，对于捕食动物的相对增长率不存在着上限 (这一点也含有对改进后的 Lotka—Volterra 方程 (10) 的不同看法，虽然对给定的 x，$\dot{y}/y$ 存在上限，但是 x 本身也是一个变量)。因此 Leslie 提出了捕食动物的相对增长率应等于一个常数减去某一项，因为随着捕食动物数目对被捕食动物数目比例的增长，捕食动物将向不利的方面变化，所以 Leslie 把这一项取为 y/x. 他提出的模型为：

$$\begin{cases} \dot{x} = x(r_1 - a_1 x - b_1 y) & \text{对被捕食动物} \\ \dot{y} = y(r_2 - a_2 \dfrac{y}{x}) & \text{对捕食动物} \end{cases} \tag{13}$$

练　习

4. 作出这个方程的相图。从生物意义上来考虑，这个模型是否比模型（10）容易被接受？在 y 轴的周围将出现什么情况？奇点是什么？在可以线性化的地方，用线性化方法进行研究。

讨 论 题

4. 如果你认为方程(13)的相图不比方程(10)的相图切合实际，那么请指出 *Leslie* 模型的缺陷。

5. Leslie 在文章[40]中也涉及了我们在 1.5 节的注 3 和 1.6 节提及的问题，即许多生物学家更偏爱于离散的而不是连续的模型。Leslie 感兴趣于离散模型的另一个原因是他希望对沿着 1.6 节问题讨论的线索对生态系统的影响提出一种随机数值机制。Leslie 对捕食者——被捕食者模型是怎样选取离散模型的呢？类似于 1.6 节练习 5 的逻辑离散化方法，如同方程

$$\dot{x}(t) = \rho x(t)\left(1 - \frac{x(t)}{\alpha}\right)$$

可以被方程

$$x(t+h) = \frac{\lambda x(t)}{1 + \beta x(t)}$$

替换一样，方程（13）中的第一个方程可以被替换为：

$$x(t+h) = \frac{\lambda_1 x(t)}{1 + a_1 x(t) + \beta_1 y(t)} \tag{14a}$$

第二个方程可被替换为：

$$y(t+h) = \frac{\lambda_2 y(t)}{1 + a_2 \dfrac{y(t)}{x(t)}} \tag{14b}$$

此处等向线的角色被相平面上这样的点 (ζ, η) 之轨迹所代替，于是当 $x(t) = \zeta$ 时，就有 $x(t+h) = \zeta$（垂直等向线），或 $y(t) = \eta$ 时，就有 $y(t+h) = \eta$（水平等向线）。将（14a）和（14b）的等向线与通常意义下求得的（13）的等向线作比较。

迄今为止，我们讨论的捕食者——被捕食者模型都存在一个明显的缺点，即没有考虑动物的食物供给，这在食物非常丰富的情况下，忽略这种考虑或许是可以的，但是在实际情况中，特别是在被捕食动物又捕食另一种动物的情况下，忽略这种考虑就显得不太合理了。在 Volterra 的食物链模型中有一个奇怪的现象，也即是当食物链中包含有奇数种动物时，问题的求解将变得十分困难。但是如果模型中还考虑到被捕食动物的食物，即便是其食物为植物，那么碰到的大多数困难就可以解决了。Poletaev 的文章[57] 和 Eman 的文章 [13] 就探讨了这些问题。Eman 还提出了几个考虑两种动物生存环境（例如植物，土壤）的模型。对这类模型的讨论，我们将在第 4 节中介绍。

现在再回头来看一看 2.1 节开头对于与 xy 成正比例的交叉项的讨论，这种化学动力学观点的解释不是很具有说服力的，难怪 Kolmogorov 提出了要对更一般的模型进行定性的研究。除了进行定性研究之外，我们也可以通过改变这些交叉项而得到有初等解的微分方程。例如，Gomatam 的文章 [22] 讨论了模型（对应于模型 (7)）：

$$\begin{cases} \dot{x} = r_1 x - b_1 x \log y \\ \dot{y} = -r_2 y + b_2 y \log x \end{cases} \tag{15}$$

和模型（对应于模型 (10)）：

$$\begin{cases} \dot{x} = x(+r_1 - b_{11}\log x - b_{12}\log y) \\ \dot{y} = y(-r_2 - b_{21}\log x - b_{22}\log y) \end{cases} \tag{16}$$

练　习

5. 作变换 $\log x=\zeta$，$\log y=\eta$，则方程 (15) 和方程 (16) 可化为线性方程组，并且是可求解的。求解这些方程组并讨论其解的性质，将解与 Lotka－Volterra 方程 (7) 和方程 (10) 的解作一比较。

其实前面提到的模型没有一个是能够被生物学家所接受的，原因很简单，因为这些模型没有反映任何生物实际也没有提供有关两种动物相互影响的数据。Holling 对某一类捕食动物和被捕食动物的相互影响作了一次实验，并详细地写了一篇研究论文[28]. 作为比较容易被生物学家接受的一个例子，这是一篇学习的好文章。

Watt 的文章[70]对 Lotka—Volterra 模型中的某此问题作了简要的讨论，这些讨论是很有参考价值的（这篇文章讨论的对象是寄生动物而不是捕食动物，但不管是寄生动物还是捕食动物，它们在进攻目标之前，都必须先寻找猎取对象，因此这篇文章中所论述的也是两类物种间相互作用的问题）。对于 Lotka—Volterra 模型中单位时间内被捕食动物中被吃掉的动物数量与 xy 成正比的假设，Watt 认为这个假设至少有两个方面是不太合理的。其一，这个假设隐含了对给定的捕食动物密度 y，不管有多少被捕食动物存在，被吃掉的被捕食动物总是与被捕食动物的密度 x 成正比，这是不合理的，即使是最贪吃的动物，其消化系统在一定时间内所能消化的食物也不是无限制的，况且随着饥饿程度的减小，捕食动物猎取被捕食动物的积极性也会降低；其二，Lotka—Volterra 的假设假定了对给定的被捕食动物密度 x，不管有多少捕食动物存在，被吃掉的被捕食动物总是与捕食动物的密度 y 成正比，换言之，捕食动物搜索和攻击被捕食动物的行为不会由于捕食动物数量的变化而变化，并且不管有多少捕食动物，它们的行为都不会互相影响。Watt 引证了许多实验，说明了 Lotka—Volterra 假设无论对于寄生动物还是对于捕食动物都不合实际（关于这个问题可参阅 May 的专著 [50]，还有 Holling 的文章 [28]，Watt 的文章 [69] 和专著 [70]，Royama 的文章 [61] 和系列出版物 Problemy Kibernetiki [58]，特别是其中的第 25 卷）。

上一段中提到的 Lotka—Volterra 假设的两个不足之处可以

这样来修正，对第一个问题，用$ky(1-e^{-\beta x})$代替 Lotka—Volterra 模型中的交叉项xy（这种修正为 Gause，Ivlev 和其它一些人所采用。这里当x是一个小量时，$ky(1-e^{-\beta x})\sim xy$)。从这个表达式可以看出，即使是当被捕食动物很多时，每只捕食动物吃掉的被捕食动物的数量也有一个限制。当然我们也可以用$kxy/(b+x)$代替xy这一项，它同样有前一种代换的效果。同样地，对于第二个问题，可以用$cx(1-e^{-dy})$来代换交叉项xy（这种做法为 Nicholson，Bailey 和其它一些人所采用。当y很小时，请读者考虑会有什么情况?)。

讨 论 题

6. 读者可以在上面讨论的基础上，自己改进并构造出一些捕食者——被捕食者模型，然后采用等向线——方向场方法和奇点附近的线性化方法来研究其性质。

为了使模型更接近于实际，我们还可以进一步考虑到更具体的一些因素，例如，考虑到动物实际居住环境并不是单一的，被捕食动物为了保护自己免受攻击，总是利用复杂的环境，生活在捕食动物难以到达的地方；也可以考虑到各个动物由于具体情况的不同，比如年龄、性别、饥饿程度、遗传基因等等的不同，因而它们的行为也是不同的。对于这些问题，都已经有人作了研究，读者可以参阅 1.3 节中提到的文献。

很明显，离开了实验室，二维系统实际上是不存在的，因而我们必须研究高维的生态系统。我们也必须研究物种之间的另外一些关系（除了捕食和被捕食的关系之外，还有其它的关系）。本章第 3 节将讨论物种间其它的一些关系；第 4 节将讨论一些高维生态系统的问题；下一节我们将要介绍捕食者——被捕食者模型的定性分析方法。

2.3 捕食者——被捕食者模型的一般注记

有时，我们需要对其机制尚不甚明了的数学模型进行讨论。作为一个例子，我们来研究一般形式的方程（3）：

$$\begin{cases} \dot{x} = \varphi(x,y) \\ \dot{y} = \psi(x,y) \end{cases}, \tag{17}$$

在这里 x 仍表示被捕食动物的数量，y 表示捕食动物的数量，而这个方程只基于这样最简单的事实：数量少的被捕食动物不能象数量多的被捕食动物一样满足数量多的捕食动物；数量多的捕食动物比数量少的捕食动物需要捕食更多的被捕食动物。下面我们试图从这个方程导出一些结论。

现在我们来看看图 4.6，图 4.6 中右边的垂线表示具有相同数量的被捕食动物和不同数量的捕食动物。下面我们分析垂线上各点处系统的变化情况，点 a 表示系统处于捕食动物数量较少的情况，这时环境对于被捕食动物有利，因而被捕食动物的数量将增加；另一方面，对捕食动物来说，因为有丰富的食物供应，所以捕食动物的数量也要增加。综上可知，系统将沿箭号所示的方向变化。类似地，读者可以自己分析其它点处箭号方向所表示的意思。从点 b 到点 f，捕食动物的数量将越来越多，因而生存环境对被捕食动物将越来越不利。在 c 点处，被捕食动物只能保持其数量不变，过了 c 点，由于被捕食动物被吃掉的数量多于出生的数量，所以被捕食

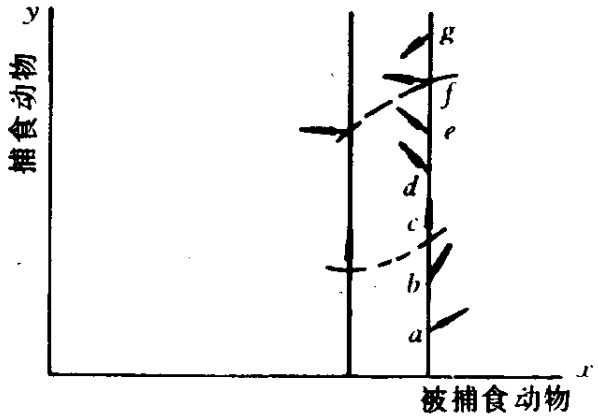


图 4.6

动物的数量将要下降。到了 f 点，因为捕食动物找不到足以使其增长的食物，所以捕食动物的数量只能维持不变；在 g 点，由于缺少食物，捕食动物将饥饿而死亡，因而捕食动物的数量也要减少。

现在再来看一看刚才讨论的垂直线左边的垂线。这条垂线处于原垂线的左边，这表明了被捕食动物的数量比刚才讨论的情况少，因而随着捕食动物数量的增加，点 c 和 f 将更早一点到达，也就是说，比刚才少一些的捕食动物的数量就能阻止被捕食动物数量的增加，并且在捕食动物数量水平较低时就找不到充足的食物了。

练　　习

1. 求在点 c 处（即 $\dot{x}=0$）$\varphi(x, y)$ 的值，在点 f 处（即 $\dot{y}=0$）$\psi(x, y)$ 的值。$\psi(x, y)$ 在 c 处，$\varphi(x, y)$ 在 f 处的情况怎样？

明显地，所有的点 c 组成了垂直等向线（$\dot{x}=0$），所有的点 f 组成了水平等向线（$\dot{y}=0$）. 由上面的分析可知：在相平面中较右边的部分，水平等向线在垂直等向线的上方，并且这两条等向线都随着 x 的减少而下降。前面的论述还需要从下面的两个侧面来加以补充。

首先，前面的分析带有某种倾向性。考虑一个由捕食——被捕食系统组成的集合。在这个集合中，所有的系统都具有相当大数量的被捕食动物，但是捕食动物的数量则各系统都不相同。当捕食动物的数量较大时，环境对两类动物显然都不利。这一方面是因为捕食动物没有足够的食物，另一方面是因为被捕食动物难逃被吃掉的命运。因此，当我们考虑具有相同密度的被捕食动物而捕食动物的数量越来越大的生态系统时，两类动物的增长趋势将要越来越弱（在系统中两类动物的数量都很大的情况下）。至于两

类动物中究竟哪一类的增长趋势先变为零的问题，这立即就可以从图中得出答案，图 4.6 就表示了被捕食动物的增长趋势先变为零的情形（见下面的注）。

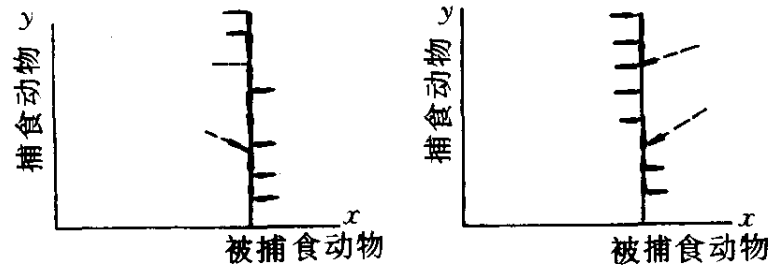


图 4.7

注 1　图 4.7 中的箭号和附录中介绍的相平面——等向线——方向场方法扮演了同样的角色。水平箭号的方向表示被捕食动物数量的增加或减少，垂直箭号的方向表示捕食动物数量的增加或减少，而箭号的长度则表示 $\dot{x}$ 和 $\dot{y}$ 的大小，系统的变化情况可由箭号的方向和大小来表示。现在我们可以根据箭号的含义将图 4.6 和图 4.7 中第二个图像进行比较了。

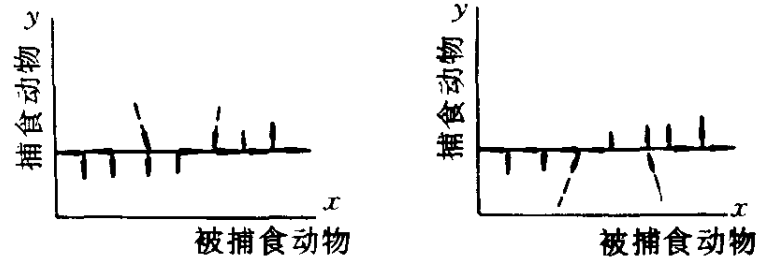


图 4.8

第二，我们需要第二个由捕食——被捕食系统组成的集合来分析补充围绕图 4.6 的论述。在这个集合中，所有的系统的捕食动物的数量都很小，但是各系统的被捕食动物的数量则不相同。当被捕食动物的数量相对大时，两类动物的数量都要增加，但是当被捕食动物的数量越来越小时，两类动物的增长趋势将越来越小

(即是在两类动物的数量都很小的情况下)。在这里也同样存在两类动物究竟哪一类动物的增长趋势先变为零的两种情况(见图4.8).

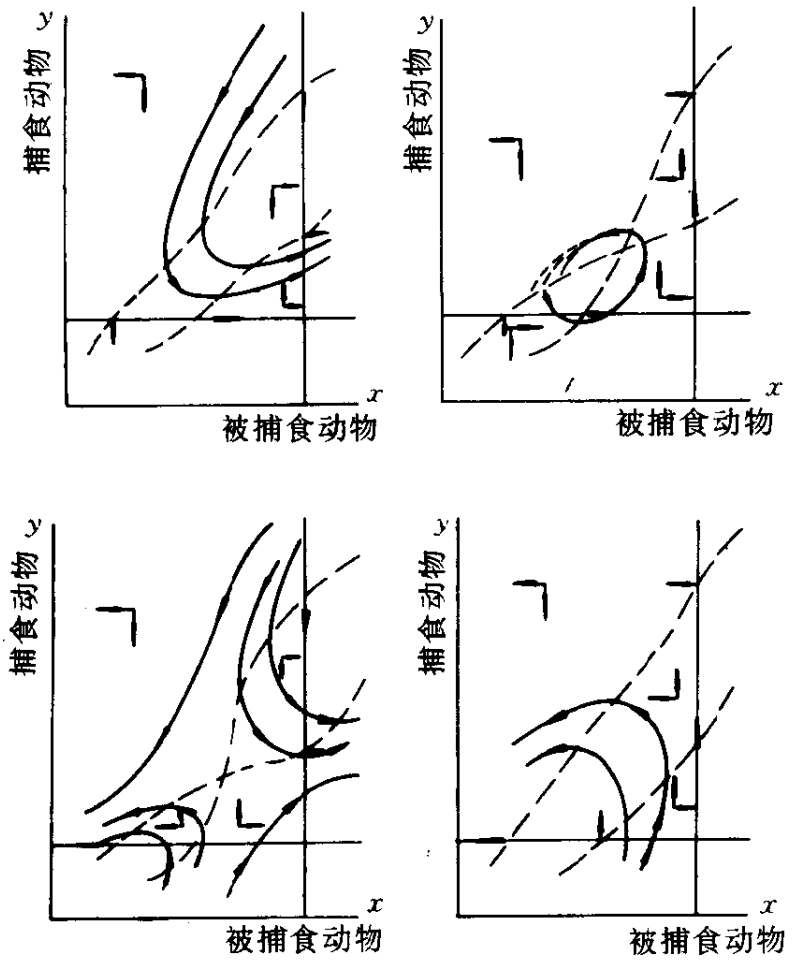


图 4.9

应该指出，相平面上坐标轴（$x=0$ 和/或 $y=0$）周围区域的情况是不确定的，随着 $x\to 0$（或 $y\to 0$，或 $x\to 0$，$y\to 0$），随机因素便影响干扰了问题的结果。因此对这种情况就不能用确定性的方法来研究了。

综上所述，我们至少得到了垂直等向线和水平等向线的四种位置关系，图 4.9 给出了这四种可能性，图 4.7 和图 4.8 中的直

线以及用虚线箭号表示的点（指明水平等向线和垂直等向线的点）都在图 4.9 中表示出来了。

练　习

2. 在图 4.9 中，是否有奇点？若有奇点，请指出奇点的类型。

讨 论 题

1. 请解释不在等向线上的那些箭号的意思。
2. 图 4.9 表示的四种可能性中有两种情况从生物学的角度来考虑是不合实际的，哪两种？为什么？另外两种情况似乎是来回摆动的，是阻尼摆动吗？试说明从图 4.9 中为什么会得出这些结论。
3. 读者可以进一步考虑下面的问题：在上面的定性讨论中，我们还没有明确地给出两条等向线确切的分布情况，例如，图 4.9 中第一个图和第四个图中的两条等向线可以在第一象限中靠近 x 轴处相交，甚至还可以有二个交点（如图 4.10）．请研究相图的分布情况。当然，对于实际的生态系统，可以用实际观察来确定其结果。

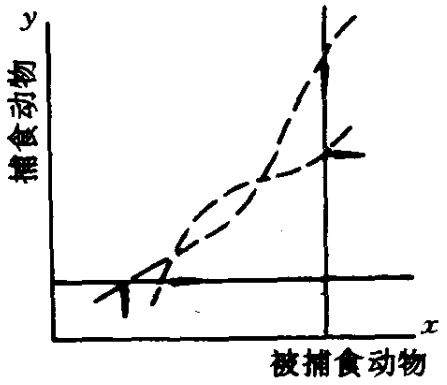


图 4.10

注 2　Rosenzweig（见 [60] 中的图 1，Leigh 的专著 [39] 引用了这个图，见 [39] 中的图 7—5）用实际的实验数据（取自于 Huffaker 的文章 [30]）得到了一个和图 4.9 非常相似的结果。这是很有趣的，它说明了在这种情况下数学的论证和生物上的观察有着非常相似的结果，另一方面，它也说明了一个许多数学家不容易接受的事实：实际生命系统不可能按数学家所喜欢的那种准确分明的方式变化。在 Rosenzweig 的图象中就出现了几个箭号的指向与图 4.9 不相符，这是毫不奇怪的，因为在实际情况中有许

多因素影响了生命的状态，但是我们在数学模型上却未能反映出来。

3. 互惠共生模型和竞争模型

3.1 几个概念

我们先来解释名词“互惠共生”(Mutualism)(见 Allee 等人的专著 [2，P. 245] 和 May 的专著 [50，PP. 25—26])，“共栖”(Commensalism) (见 [2，P. 243]，[50]) 和“竞争”(Competition)(见 [50]) 的含义：

(a)“共栖”是两物种之间的一种关系，在这两物种中，有一物种受益，而另一物种既不受益也不受害。

(b)“互惠共生”是两物种之间双方都受益的一种关系。

(c)“竞争”是两物种都受害的一种关系。

上面的解释自然是一种简单化的抽象，它忽略了生态系统的千变万化，例如，竞争就是一个很复杂的问题 (见 [2]，对这个问题，我们将在 3.3 节中提供一些参考文献)，然而我们这里给出的解释对建立简单的 Volterra 模型已足够了。

3.2 Volterra 模型

读者可以把这一节作为讨论题来处理，用前面已经用到的一些方法 (即：相平面——等向线——方向场方法，线性化方法) 对下面的模型进行分析。和前面一样，这些模型中的参数除了 a_{ii} 之处都是正数，其中 a_{ii} 可以等于零 (种类 i 中的成员之间不“拥挤”) 或大于零 (“拥挤”存在)。另一方面，还要求读者根据 3.1 节给出的概念来解释这些模型。

$$\text{共栖模型}\begin{cases}\dot{x}=x(\varepsilon_1-a_{11}x)\\ \dot{y}=y(\varepsilon_2+a_{21}x-a_{22}y)\end{cases}\tag{18}$$

$$\text{互惠共生模型}\begin{cases}\dot{x}=x(\varepsilon_1-a_{11}x+a_{12}y)\\ \dot{y}=y(\varepsilon_2+a_{21}x-a_{22}y)\end{cases}\tag{19}$$

$$\text{竞争模型}\begin{cases}\dot{x}=x(\varepsilon_1-a_{11}x-a_{12}y)\\ \dot{y}=y(\varepsilon_2-a_{21}x-a_{22}y)\end{cases}\tag{20}$$

读者将看到，当所有的 $a_{ii}=0$ 时，模型是不符合客观实际的（虫口爆炸）。当所有的 $a_{ii}>0$ 时，对于共栖模型，可以证明存在一点 (x, y)，$x>0$，$y>0$，当 $t\to\infty$ 时，所有的解曲线趋于点 (x, y)；对于互惠共生模型，可以证明：(1) 若 $a_{11}/a_{12}>a_{21}/a_{22}$，则存在点 $S=(x, y)$，$x>0$，$y>0$，当 $t\to\infty$ 时，所有的解曲线趋于点 S. (2) 若 $a_{11}/a_{12}\leq a_{21}/a_{22}$，则两物种将同时出现虫口爆炸；对于竞争模型，依赖于两条等向线（即水平等向线和垂直等向线）的位置关系，可以证明存在四种可能性：(i) 所有的解曲线趋于第一象限内的某一点；(ii) 解曲线趋于 x 轴上的某一点；(iii) 解曲线趋于 Y 轴上某一点；(iv) 解曲线趋于原点。请读者分别找出能导出这四种可能性的条件，并且对这些条件，解释其生物意义。进一步地，读者还可以考虑这些模型是否需要作进一步地修改的问题。

注 1　有人认为竞争模型不切合实际，事实上，许多实验工作已经验证了由竞争模型得到的结论是存在的。对于两物种中有一种衰亡而另一种生存的情况，既有实验室中人为的生态系统也有现实世界中的生态系统存在。对于第 (iv) 种可能情况，Tribolium 实验（见 Mertz 的文章 [54] 或 Neyman 等人的文章 [55]）一直在进行广泛地研究，实验观察表明，Tribolium 系统的结果依赖于两物种密度的初始比值，粗糙地说，开始时数量多的物种将在生存竞争中占优势。对于这种现象须经过较长的论证才能用模型来解释：将其随机化并运用 1.6 节中讨论题 1 的原则。

练　习

1. 研究竞争模型（取自 Gilpin 和 Ayala 的文章 [19]）：

$$\begin{cases} \dot{x} = r_1 x\left[1 - \left(\frac{x}{K_1}\right)^{\theta_1} - ay\right] \\ \dot{y} = r_2 y\left[1 - bx - \left(\frac{y}{K_2}\right)^{\theta_2}\right] \end{cases} \tag{21}$$

这里 r_i、K_i、θ_i、a 和 b 均为正数。方程（21）和（20）的相图是相似的（在定性方面），对于模型（21）的讨论也可以象模型（20）一样，根据两条等向线（水平等向线和垂直等向线）的位置关系将其分为四种情况。对于情况（i）（两类都稳定），这两个竞争模型存在一个重要的差别，这也是 Gilpin 和 Ayala 提出模型（21）的原因。对于模型（21）的情况（i），由四个奇点组成的四边形不需要凸的，而对于模型（20）中的情况（i），四边形则必须是凸的。但是很多实验结果与这种凸性不相符合。请考虑在什么条件下，由（21）的奇点组成的四边形不是凸的。上面这些事实在与竞争排斥原理有关的讨论中起了重要的作用（有关这方面的问题，请参阅 3.3 节和 Gilpin 和 Ayala 的文章 [19]）.

3.3　竞争排斥原理

竞争模型的四种可能情况导致了一个重要原理的产生，这个原理指导了生态学中许多实验和理论的工作，并且至今仍然起着重要的指导作用。读者可能已经注意到，在两种相互竞争的 Volterra 模型中，四种可能情况中就有三种情况表明了在两物种的相互竞争中，必定以某一物种的完全灭亡才告结束这样一个事实，当然其中也包括了第（iv）种情况，在这种情况中，究竟哪一种物种先灭亡是不确定的，其结果取决于开始时两物种各自的数量，数量较少的那一类物种将先告灭亡（这里“较少”的意思是指在某一确定的分界线的某一边）。令人奇怪的是，第（i）种可能情况长期以来都没有引起人们的足够重视。在 Gause 的专著 [17] 出版之后，竞争排斥原理（有时也称 Gause 原理）就成了生态学中的一个基本原理。在这里由于篇幅限制，我们就不打算更详细的

介绍这个原理了（“两相互竞争的物种不能共存”，在这里必须严格地定义竞争和共存这两个概念），然而从这个原理的产生读者可以看到，数学模型，甚至是粗糙的模型，对科学研究都是非常重要的，但是另一方面我们也不可能希望建立起一个数学模型就能反映出所有的生物问题，至少是现在还不能。

如果读过 Gause 的专著 [17]，Hardin 的文章 [25]，Ayala 的文章 [5]，Gilpin 和 Justice 的文章 [20]，Stewart 和 Levin 的文章 [62]，Gomatam 的文章 [23] 以及这些作者所引用的大量文献，那么读者就可以看到由竞争排斥原理导致了大量的实验工作（虽然这个原理的某些说法在更早一些时候就提出来了，但实际工作是在 Gause 的专著 [17] 出版之后才开始的），其中早期的实验工作主要是试图验证这个原理，但是随着研究工作的深入，生态学家便开始识别出原理不能适用的情况，在这些情况中，有的是因为概念上的问题（这种情况能称之为竞争吗?），有的是因为生态系统本身的某些特殊性质，此外也由于许多新问题的出现，例如，遗传变异的问题，生存空间不同的问题，幼虫与成虫所需食物数量不同的问题，竞争程度不同的问题（有些资源共有，有些不共有），从而导致了模型（20）的数值结果对很多情况不适应，同时也促进了竞争概念的进一步扩充。但是尽管如此，一个简单的模型能引发出如此丰富的工作已经是很了不起了。

注 1　近来较引人注目的一项工作是解决了 3.2 节练习 1 所提到的问题。对于共存竞争物种的实验工作已经完成，并且证实了奇点的位置与模型（21）而不是模型（20）所描述的结果一致。（参阅 Gilpin 和 Justice 的文章 [20]，以及 Gilpin 和 Ayala 的文章 [19]）.

4. N 种物种生态系统的问题

n 种物种生态系统的 Volterra 模型的一般形式为：

$$\dot{x}_i = x_i(\varepsilon_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij}x_i), i = 1,2,\cdots,n$$

这里 ε_i 和 a_{ij} 为常数。下面讨论这个模型的一些特殊情形。

设有 n 种物种，第一种捕食第二种，第二种捕食第三种，…，第 $n-1$ 种捕食第 n 种，且其中没有跳越物种的捕食现象（这一假设不太符合实际，以后再讨论）。与模型（7）类似，Volterra 建立了下面的捕食动物线性链模型：

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(-r_1 + a_{12}x_2) \\ \dot{x}_2 = x_2(-r_2 - a_{21}x_1 + a_{23}x_3) \\ \dot{x}_3 = x_3(-r_3 - a_{32}x_2 + a_{34}x_4) \\ \dot{x}_4 = x_4(-r_4 - a_{43}x_3 + a_{45}x_5) \\ \dot{x}_5 = x_5(+r_5 - a_{54}x_4) \end{cases} \tag{22}$$

在这里，为了方便起见，我们取 $n=5$，并且设其中所有的 r_i，a_{ij} 均为正数（见 Ancona 的专著 [3]）. 对模型（22）作适当的变换 $x_i = \beta_i y_i$，$i=1$，2，…，5，便可将（22）中由元素 $\pm a_{ij}$ 组成的矩阵 $[\pm a_{ij}]$ 变为反对称矩阵（见后面的练习 2）. 在下面的讨论中，假定方程已具有反对称矩阵这种形式。设（p_1，p_2，p_3，p_4，p_5）是（x_1，x_2，x_3，x_4，x_5）空间中的点，且 $p_i>0$（$i=1$，…，5）使得方程（22）的右边全为 0，记 $\delta_5=-r_5$，$\delta_i=r_i$（$i=1$，2，3，4），且 $a_{ij}=\begin{cases} a_{ij} & (i<j) \\ -a_{ij} & (i>j) \end{cases}$，$A=(a_{ij})$，$A$ 是反对称的。由假设可知，$\boldsymbol{p}$ 满足方程：

$$A\boldsymbol{p} = \boldsymbol{\delta} \tag{23}$$

因而方程（22）可写为：

$$\frac{\dot{x}_i}{x_i} = \sum_j a_{ij}(x_j - p_j)$$

由此可按 2.1 节练习 7 同样的方法导出：

$$\sum_{i=1}^{n}(x_i(t) - p_i\log x_i(t)) = 常数 \qquad (24a)$$

等价地，有

$$\sum_{i=1}^{n}[e^{v_i(t)} - v_i(t)]p_i = 常数 \qquad (24b)$$

这里 $x_i = p_i e^{v_i}$ $(i=1, 2, \cdots, n)$. 从而得到了方程组（22）的一个首次积分。这个结果类似于前面提到的（11b）式和（11c）式。

练　习

1. 在上面的推导中，存在一个致命的缺陷。这个推导过程是依赖于满足（23）式的一个向量 $\boldsymbol{p}$，其中 A 是一个反对称矩阵。证明如果 n 为奇数，那么 $n\times n$ 阶反对称矩阵是不可逆的。再直接地证明，对于由（22）式定义的矩阵 A，不存在着向量 $\boldsymbol{p}$ 满足 $A\boldsymbol{p}=\delta$（除非 r_1，r_3，r_5，α_{12}，α_{32}，α_{34}和 α_{54}满足某一条件）。因此这种假设导致了结论（24）只适应于具有偶数种物种的线性捕食者——被捕食者生态系统！这是模型（22）缺少现实意义的后果：它不能用于物种数为奇数的生态系统。

对于首次积分（24）式的存在性，同样也存在着已在 2.1 节注 6 中我们所讨论的问题。在下面的练习中，我们把在 2.1 节注 6 和 2.2 节讨论的问题以及参考文献[21]的评论中提出的一些相关问题提出来讨论，以便读者对这个问题有一个了解。

练　习

2. 证明：在模型（22）中，存在唯一成连比 $\beta_1 : \beta_2 : \beta_3 : \beta_4 : \beta_5$ 的 β_i $(i=1, 2, 3, 4, 5)$，使得：

$$\alpha_{ij}\beta_j = A_{ij} = \alpha_{ji}\beta_i, j = i+1, i = 1,2,3,4$$

若作变换 $X_i = x_i/\beta_i$，则变换后关于 X_i 的新方程中对应于矩阵 $[\pm\alpha_{ij}]$ 的矩阵是一个反对称矩阵。有人建议把 X_i 作为第 i $(i=1, 2, \cdots)$ 种物种的可比单位，

你赞同这个建议吗？这些可比单位有什么物理上或生物上的意义呢？

3. 证明：如果第一种物种不仅捕食第二种物种，也同时捕食第三种物种，那么不存在成连比 $\beta_1:\beta_2:\beta_3:\beta_4:\beta_5$ 的 β_i $(i=1, 2, 3, 4, 5)$ 使方程组有反对称矩阵，除非系数 α_{ij} 满足某些条件（等式的形式），但是自然界中似乎不存在满足这种条件的生态系统。也即：如果捕食和被捕食的关系不形成一条线性链（1→2→3→4→5），而是另外还有被捕食关系（例如，1→2→3→4→5），那么，一般地说，模型的首次积分不存在。

4. 证明：如果 n 种物种中有两种物种是相互竞争或彼此受益的关系，那么模型中不存在反对称矩阵。即使是系统满足线性链关系（例如，1→2→3→4→5，4 和 5 相互竞争或彼此受益），也不可能存在反对称矩阵。

5. 证明：如果在模型中引入逻辑修正项（见 2.1 节的注 3），即使是仅有一种物种考虑其逻辑修正项，那么不存在变换 $x_i=\beta_i X_i$，使关于 X_i 的方程有反对称矩阵（A 是反对称矩阵当且仅当 $A=-A^T$）.

6. 形成线性链的捕食和被捕食关系是唯一已被证明能通过变换 $x_i=\beta X_i$ 得到反对称矩阵的情况。

7. 根据模型(22)，只有当系统的物种种类为偶数时系统才能处于稳定状态，这从生物实际来看是难以接受的，但是如果考虑到植物和土壤的因素，那么这种怪现象便消失了。这是 Poletaev 的文章［57］和 Eman 的文章［13］提出来的论点。这种系统的一个简单模型为：

$$\left.\begin{aligned}
&\text{（捕食动物）} && \dot{x}=x\ (-\gamma_1+\alpha_{12}y)\\
&\text{（被捕食动物）} && \dot{y}=y\ (-\gamma_2-\alpha_{21}x+\alpha_{23}z\\
&\text{（植物）} && \dot{z}=z\ (-\gamma_3-\alpha_{32}y+\alpha_{34}u)\\
&\text{（土壤营养）} && \dot{u}=\gamma_{41}x+\gamma_{42}y+\gamma_{43}z-\alpha_{43}uz)
\end{aligned}\right\} \qquad (25)$$

试分析模型（25）中每一项的意义。问：方程是否存在正的平衡点（x，y，z，u）？所谓“正的”是指 $x>0$，$y>0$，$z>0$，$u>0$. 对有三种物种的生态系统进行同样的考虑。为了保证正的平衡点存在，参数需要满足什么条件？当然这个模型是很粗糙的，例如，模型中没有考虑逻辑项，特别地，对于 $\alpha_{12}xy$ 这样的交叉项我们可以用类似于化学动力学的观点来解释，但是如 $\alpha_{43}uz$ 这一项就难以用这种观点来解释了，因为植物和土壤本身是不会移动的。然而在建模时考虑到植物和土壤这些因素对系统的影响，这种观点是正确的，明显地，它消除了奇——偶类物种而引起的疑难。

8. 现在读者自己可以建立很多 Volterra 模型了，例如，一种捕食动物捕食其它两种成竞争关系或互惠共生关系的被捕食动物的模型；两种捕食动物竞争一种被

捕食动物的模型等等。读者自己也可以构造一些捕鱼模型，在这里只需把人当作捕食动物就可以了。总之，我们已经可以建立很多实际的模型了。但是寻求这些模型的解却是相当困难的问题，我们必须常常借助计算机来进行处理。读者如果读一读 Coppel 的文章 [11]，那么就可以了解到解决这些数学问题的艰难了。虽然研究这些模型的更好的定性分析方法总是可以找到的，但是这个领域的进一步发展主要还是要靠数值计算方法。为了从众多的问题中挑选出有实际意义的问题，数学工作者也应该经常与生态学家接触，听取他们的意见。附带地，在 H. R. Van der Vaart 的文章"Conditions for periodic Solutions of Volterra differential systems" (Bull. Math. Biol. Vol. 40, PP. 133—160, 1978) 中，谈到了更多的带有二次项的系统。

附 录 A

A.1 相平面，等向线，方向场

这一章研究的许多数学模型都属于自治的常微分方程组，其形式为：

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = \varphi(x(t), y(t)) \\ \dot{y}(t) = \psi(x(t), y(t)) \end{cases} \tag{A1}$$

这里 $\dot{x}(t)$ 和 $\dot{y}(t)$ 只依赖于状态变量 $x(t)$ 和 $y(t)$，而不显含时间 t.

练 习

1. 常微分方程 $\dot{x}(t) = x(t)$ 是不是自治方程？方程 $\dot{x}(t) = tx(t)$ 呢？

下面我们将主要讨论自治的常微分方程组。

对自治方程组解的性质的研究要比非自治方程组简单一些，特别是对于二维的情况。设 x 和 y 均为 t 的函数，我们先来看一看两个有显式解的自治方程组：

$$\text{I}\begin{cases}\dot{x}=a,a>0\\ \dot{y}=b,b>0\end{cases}\quad\text{和}\quad\text{II}\begin{cases}\dot{x}=ax,a>0\\ \dot{y}=by,b>0\end{cases}$$

设 $x(t_0)=x_0$，$y(t_0)=y_0$，则 I 和 II 的解分别为：

$$\text{I}'\begin{cases}x(t)=x_0+(t-t_0)a\\ y(t)=y_0+(t-t_0)b\end{cases}$$

和

$$\text{II}'\begin{cases}x(t)=x_0e^{(t-t_0)a}\\ y(t)=y_0e^{(t-t_0)b}\end{cases}$$

这只需将 I′和 II′分别代入 I 和 II 便可验证。

形如（A1）的方程组确定了（t，x，y）空间的一簇曲线，经常让学生考虑分析解曲线在（t，x，y）空间中的分布情况，这对学生来说是一种极好的训练。在这里对方程组 I 想象出解曲线在空间中的形状是容易做到的，但对于方程组 II 就有点困难了。对于解 I′，给定 a，b，t_0，x_0 和 y_0 的值，在三维空间中作出其对应的曲线。即对 t 的每一个值 t_i，在过 t_i 垂直于 t 轴的平面上描出点（$x(t_i)$，$y(t_i)$）$i=1,2,\cdots$，其中 $x(t_i)=x_0+(t_i-t_0)a$，$y(t_i)=y_0+(t_i-t_0)b$，将这些点连结起来便得到了一条直线（这是对方程组 I 的情况!）。再取 x_0' 和 y_0'，使 $x_0'\neq x_0$，$y_0'\neq y_0$，同样地，可得到另一条直线，容易看出，这一直线与前一直线是平行的。如果取 $t_0'\neq t_0$，$x_0'\neq x_0$，$y_0'\neq y_0$，那么得到的直线与前两条直线也是平行的。当我们在（t，x，y）空间描出点的同时，我们也得到了这些点在（x，y）平面上的投影（点（t_i，x_i，y_i）在（x，y）平面的投影即是（x_i，y_i））. 过点（t_0，x_0，y_0）的积分曲线在（x，y）平面的投影包含了所有满足：

$$x_i=x_0+(t_i-t_0)a,y_i=y_0+(t_i-t_0)b$$

的点（x_i，y_i），并且这些点都落在（x，y）平面上的直线

$$\frac{x-x_0}{a}=\frac{y-y_0}{b}$$

上，也即落在 $(x-x_0)\,b=(y-y_0)\,a$ 上。明显地，这条直线的斜率为 b/a，由方程组 I 可知，直线的斜率恰好等于 $\dot{y}/\dot{x}$，也即有 $\dot{y}/\dot{x}=b/a$. 最后，我们还可以看到，在 $(t,\ x,\ y)$ 空间中，过点 $(t_0,\ x_0,\ y_0)$（其中 $(x_0,\ y_0)$ 固定，t_0 可以变化）的积分曲线是相互平行的（给定每一个 t_0，便确定了一条直线），并且这些直线在 $(x,\ y)$ 平面上都有相同的投影。方程组 I 的积分曲线之所以有这一性质是因为方程组 I 是自治的。根据这一性质，我们不难由积分曲线在 $(x,\ y)$ 平面的投影，清楚地看出系统状态的变化情况，如果 $(x_0,\ y_0)$ 是系统发展过程的某一状态，那么对应的积分曲线应该包含某一点 $(t,\ x_0,\ y_0)$，相应的投影便包含了 $(x_0,\ y_0)$. 过投影曲线且平行于 t 轴的柱面上将充满了积分曲线，并且对这些积分曲线彼此间都可以通过适当的变换而得到。

注 1 在方程组 I 中，由

$$(\mathrm{I}')\begin{cases} x = x_0 + (t-t_0)a \\ y = y_0 + (t-t_0)b \end{cases}$$

所确定的二维向量值函数称为方程组 I 的**解**。由（I′）确定的 $(t,\ x,\ y)$ 空间上的曲线称为方程组 I 的**积分曲线**（在这种情况中积分曲线是直线）。这些曲线在 $(x,\ y)$ 平面上的投影称为**轨线**（或**轨道**），在系统 I 的情况，轨线即为

$$(x-x_0)b=(y-y_0)a$$

这条轨线描述了系统状态的变化情况（注：这条轨线是由（I′）消去 t 得到的）。进一步地，$(x,\ y)$ 平面称为**相平面**。对于方程组 I，由于 $\dot{y}/\dot{x}=b/a$，即在相平面上的任一点，$\dot{y}/\dot{x}$ 都有相同的值，所以对于微分方程组 I 的情况，等向线（见注 2）的概念退化了。

对于解 I′，同样地，给定 a，b，t_0，x_0 和 y_0 的值，在 $(t,\ x,\ y)$ 空间中作出其图像。对于这种情况，积分曲线的作法比 I′稍为复杂一些，但仍然是能够作出的。如果我们考虑所有过 $(t_0,\ x_0,\ y_0)$（其中 x_0 和 y_0 固定，t_0 可以变化）的积分曲线（对于每一个

t_0，确定了一条积分曲线），那么可以看到：所有这些积分曲线在点 (t, x_0, y_0) 处的方向都相同。事实上，这些积分曲线可以通过平行于 t 轴的适当变换相互得到。因此我们可以根据它们共同的投影曲线（即 (x, y) 面上过 (x_0, y_0) 点的轨线）找到过一点 (t, x_0, y_0)（t 任意，x_0 和 y_0 固定）的积分曲线。同样，由方程 Ⅱ′消去 t 便得到 Ⅱ′的轨线方程：

$$\left(\frac{x}{x_0}\right)^b = \left(\frac{y}{y_0}\right)^b$$

对于 $0<a<b$ 的情况，请读者考虑此轨线的形状（其它情况以后再讨论）。由 Ⅱ′的轨线方程可以解出 y，这样便可以在 (x, y) 平面上作出其图像了（注，曲线上所有的点和点 (x_0, y_0) 在同一象限，为什么？这个问题也可以直接根据 Ⅱ′来考虑）。我们还可以求出轨线上任一点 (ζ, η) 处切线的斜率，这只需把 y 看成 x 的函数，然后对 x 求导可得：

$$\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}x} = \frac{b}{a} \cdot \frac{\eta}{\zeta}$$

这个关系式也可以直接从方程 Ⅱ 得到：

$$\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}x} = \frac{\dot{y}}{\dot{x}} = \frac{b}{a} \cdot \frac{\eta}{\zeta}$$

注 2　如果我们不先求出微分方程组 Ⅰ 和 Ⅱ 的解 Ⅰ′和 Ⅱ′，那么也可以通过在相平面上作出轨线斜率（切线）的方法来研究轨线的形状*。在作出轨线斜率的过程中，若采用等向线的方法，则问题会变得更为简单。所谓**等向线**，就是相平面上所有那些具有相同斜率的点的轨迹。

---

* 这是在 A.1 节开头所提到的一种途径。

练　习

2. 方程组

$$\begin{cases}\dot{x}=x\\ \dot{y}=2y\end{cases}$$

过（ζ，η）点的轨线斜率为：

$$\frac{dy}{dx}=\frac{\dot{y}}{\dot{x}}=\frac{2\eta}{\zeta}$$

因此斜率为$+1$的点的轨迹方程为：

$$\frac{2\eta}{\zeta}=+1$$

斜率为$+2$的点的轨迹方程为：

$$\frac{2\eta}{\zeta}=2$$

也即是对应于斜率为1的等向线为$\eta=\frac{1}{2}\zeta$，对应于斜率为2的等向线为$\eta=\zeta$.

试求出对应于斜率$\frac{1}{4}$，$\frac{1}{2}$，3，$-\frac{1}{4}$，$-\frac{1}{2}$，-3的等向线，然后作出其图像，并在等向线上的某些点处作一线段来表示这些点处轨线的切线，根据这些等向线再作出相图。这里提到的线段也可用箭号来表示，箭头指向沿轨线时间增大的方向。（例如，如果（ζ，η）在第一象限，则有$\dot{x}=\zeta>0$，$\dot{y}=2\eta>0$，因而随着t的增加，轨线向右上方延伸。如果（3，η）在第三象限，那么情况就不同了，请见图4.11）。在这里应指出的是，上面的所有等向线均不与轨线重合，也不与轨线相切。

定义　在继续讨论之前，我们先给出下面三个定义。

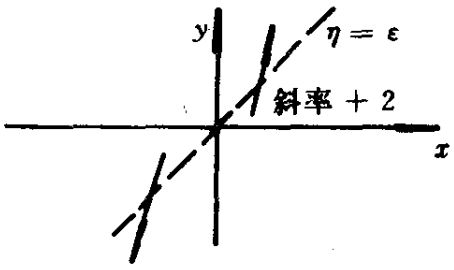


图 4.11

解　设微分方程组（常微分）（自治的）

$$\dot{x}=f(x)\text{ 或 }\begin{cases}\dot{x}_1=f_1(x_1,x_2)\\ \dot{x}_2=f_2(x_1,x_2)\end{cases},$$

这里x_1和x_2均是t的函数。所谓解就是满足方程组的t的二维向量值函数：

$$x=\Phi(t) \text{ 或} \begin{cases} x_1=\Phi_1(t) \\ x_2=\Phi_2(t) \end{cases}$$

由解 $x=\Phi(t)$ 所确定的 (t, x_1, x_2) 空间的曲线称为**积分曲线**。

练　习

3. 由定义验证 I′是 I 的解。

注 3　解是依赖于初始条件的，如果解在 t_0 时的值为 x_0，那么我们可用下面的记号来表示：

$$x=\Phi(t;t_0,x_0)$$

或

$$\begin{cases} x_1=\Phi_1(t;t_0,x_{01},x_{02}) \\ x_2=\Phi_2(t;t_0,x_{01},x_{02}) \end{cases}$$

这里 $\Phi(t_0; t_0, x_0)=x_0$.

轨线　轨线是相平面（这里是 (x_1, x_2) 平面）上的曲线，从几何的观点来说，轨线是积分曲线在相平面上的投影；从分析的观点来说，轨线是由方程的解 $x_1=\Phi_1(t; \cdots)$，$x_2=\Phi_2(t; \cdots)$ 消去 t 所得方程的曲线。等价地，也可以把轨线理解为 (x_1, x_2) 平面上，由以 t 为参数的解函数 $x_1=\Phi_1(t; \cdots)$，$x_2=\Phi_2(t; \cdots)$ 所确定的曲线。

注 4　如果微分方程组有显式解或是可以化为 2.1 节中练习 2 那样的形式，那么就容易得出轨线了。但是这种情况是比较特殊的，对于一般情况，我们可以用其它一些方法来进行研究，其中等向线——方向场方法是较为简单的一种方法，这种方法的理论依据是下面的公式：

$$\frac{\mathrm{d}x_2}{\mathrm{d}x_1}=\frac{\dot{x}_2}{\dot{x}_1}=\frac{f_2(x_1,x_2)}{f_1(x_1,x_2)}$$

根据这一公式，我们可以求出除了奇点之外任何点处轨线的切线

方向。

等向线 设微分方程组

$$\begin{cases}\dot{x}_1 = f_1(x_1, x_2)\\ \dot{x}_2 = f_2(x_1, x_2)\end{cases}$$

在 (x_1, x_2) 平面上，由

$$(\cos\theta)\cdot f_2(\zeta_1,\zeta_2) = (\sin\theta)\cdot f_1(\zeta_1,\zeta_2)$$

定义的曲线称为对应于斜率 $tg\theta$ 的等向线，它是所有斜率为 $tg\theta$ 的点的轨迹。

注 5 一般地，等向线与轨线不重合，在交点处没有共同的切线（有特例!）。在许多问题中，有两条等向线是非常重要的，一条是对应于 $\theta=0$ 的等向线；另一条是对应于 $\theta=\pi/2$ 的等向线，也即是轨线有水平切向（$\dot{x}_2=0$）的点的轨迹和轨线有垂直切向（$\dot{x}_1=0$）的点的轨迹。关于等向线的例子和应用可参阅 A. 2 以及本章中的一些练习。

A. 2 等向线——方向场方法

在介绍这种方法之前，先来看一看分别对应于 $\theta=0$ 和 $\theta=\frac{\pi}{2}$ 的两条等向线。

练 习

1. 对下列微分方程组，求出对应于 $\theta=0$ 和 $\theta=\frac{\pi}{2}$ 的等向线方程，并作出其图像。

I $\begin{cases}\dot{x} = px + \beta y\\ \dot{y} = -\beta x + py\end{cases}$, $p>0, \beta>0$

II $\begin{cases}\dot{x} = -px - \beta y\\ \dot{y} = \beta x - py\end{cases}$, $p>0, \beta>0$

III $\begin{cases}\dot{x} = \beta y\\ \dot{y} = -\beta x\end{cases}$, $\beta>0$

$$\text{Ⅳ}\quad \begin{cases}\dot{x}=-\beta y\\ \dot{y}=\beta x\end{cases},\qquad \beta>0$$

$$\text{Ⅴ}\quad \begin{cases}\dot{x}=-\lambda_1 x+y^2\\ \dot{y}=-\lambda_2 y+x^2\end{cases},\quad \lambda_1>0,\lambda_2>0$$

$$\text{Ⅵ}\quad \begin{cases}\dot{x}=x(r_1-\delta x-py) & r_1>0,r_2>0,\delta>0\\ \dot{y}=y(r_2+qx-\zeta y), & \zeta>0,p>0,q>0\end{cases}$$

等向线是与轨线的形状相联系着的，为了从等向线而得到轨线，我们先来讨论由对应于 $\theta=0$ 和 $\theta=\frac{\pi}{2}$ 的等向线分成的区域的几何意义。

（α）从练习 1 的每一个微分方程组都可以看出，$\dot{x}$ 的值在对应于 $\theta=\frac{\pi}{2}$ 等向线（$\theta=\frac{\pi}{2}$ 当且仅当 $\dot{x}=0$）的一边是负的，另一边是正的。因此可以在对应于 $\dot{x}<0$ 的一边画一个指向左边的水平箭号，在对应于 $\dot{x}>0$ 的一边画一个指向右边的水平箭号。具体地，我们可以作如下的分析。第一，在练习 1 中，水平等向线和垂直等向线把相平面分成了一些子集 S：对方程组 Ⅰ，Ⅱ，Ⅲ，Ⅳ，相平面被分成了五个子集；对于方程组 Ⅵ，相平面被分成了十一个子集。第二，在这些子集 S 中，总是有一些区域是容易确定 $\dot{x}$ 的符号的。例如，对于方程组 Ⅰ，在第一象限中有 $\dot{x}>0$. 第三，只要微分方程组：

$$\begin{cases}\dot{x}=\varphi(x,y)\\ \dot{y}=\psi(x,y)\end{cases}$$

中的函数 $\varphi(\ \ )$ 和 $\psi(\ \ )$ 是连续的，那么 $\dot{x}$ 对同一子集 S 中的所有内点，符号都应该是一致的。这是由于函数 $\varphi(\ \ )$ 是连续的，因而 $\varphi(\ \ )$ 不可能没有取得 0 值就改变符号，所以 $\dot{x}$ 的符号从一个点到另一个点是保持不变的，除非从一个点到另一个点时必须穿过（$\dot{x}=0$）等向线。第四，穿过（$\dot{y}=0$）等向线时，在（$\dot{y}=0$）等向线上画出水平箭号（箭号方向由实际情况确定，$\dot{x}$ 的符号

不会因为通过（$\dot{y}=0$）等向线而改变）。第五，由于φ（ ）的连续性，所以当点（x，y）接近于（$\dot{x}=0$）等向线时，$\dot{x}=\varphi$（x，y）也接近于0（可以用箭号的长短来表示$\dot{x}$的大小）。

练　习

2. 根据（α）中的规定，对练习1的六个图形，分别标出所有的水平箭号→或←.

3. 对于微分方程组

$$\begin{cases}\dot{x}=(px+\beta y)^2\\ \dot{y}=-\beta x+py\end{cases}$$

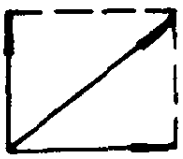
即使是穿过（$\dot{x}=0$）等向线，$\dot{x}$也不会改变符号，为什么？

（β）根据（α）的分析，当我们考虑的是$\dot{y}$的符号而不是$\dot{x}$的符号时，应该对（α）作怎样的修改？仿照（α），作出修改。

练　习

4. 对练习2的每一个图形，按（β）的规定，标出垂直箭号↑或↓.

（γ）在某一子集S中，箭号↑和→的含意是随着t的增加，轨线向右上方延伸。同样地，还有其它三种可能情况。根据这些事实，我们就可以作出轨线了。当接近（$\dot{y}=0$）等向线时，轨线变平，当接近（$\dot{x}=0$）等向线时，轨线变陡。（为什么？）



练　习

5. 对练习4中的六个图形，分别作出其轨线。注意到从轨线分布图上，我们可以得到一些结论，当然这些结论也可以从更为严密的推证中得到。这些结论是：

- 对于微分方程组Ⅰ，轨线是背离原点的螺旋线。
- 对于微分方程组Ⅱ，轨线是趋向原点的螺旋线。
- 对于微分方程组Ⅲ和Ⅳ，轨线是以原点为中心的圆（画出一些具有不同θ值的等向线）。

- 对于微分方程组 V，原点是稳定的（不是螺旋的!），点（$(\lambda_1\lambda_2^2)^{1/3}$，$(\lambda_1^2\lambda_2)^{1/3}$）是一个鞍点。
- 对于微分方程组 VI，必须分别两条不与坐标轴重合的等向线是相交于第一象限还是第四象限两种情况。对于交于第一象限的情况，原点和点（r_1/δ，0）是鞍点，奇点（0，$-r_2/\zeta$）是不稳定的，两条不与坐标轴重合的等向线在第一象限的交点是稳定的。

A.3 线性系统

等向线——方向场方法可用来研究轨线的整体分布情况，应用此方法既能作出远离原点或其它奇点的轨线，也能作出原点或其它奇点附近的轨线。

注 1　奇点可以理解为相平面上轨线就是它自身的点，如果一个系统的状态处于奇点，那么这个系统是不变的（但是如果奇点是不稳定的，那么模拟计算机最终将使它离开该点，这是因为它可能一开始就不会精确地处于该奇点，并且电噪音的干扰也会使它偏离奇点）。求奇点的方法是同时令 $\dot{x}=0$ 和 $\dot{y}=0$，即令 $\varphi(x, y)=0$，$\psi(x, y)=0$，然后解出 x 和 y. 这个问题可参阅 A.1.

确证或推翻由等向线——方向场方法得到的猜测，或者补充这些猜测的最简单的方法是线性化。其基本思想是：在奇点附近，用线性系统来近似给定系统，通过研究线性系统的性质，从而得出给定系统在奇点附近的性质。

注 2　线性化方法不总是可行的，例如，研究方程组：

$$\begin{cases}\dot{x} = a_{11}x^2 + 2a_{12}xy + a_{22}y^2\\ \dot{y} = b_{11}x^2 + 2b_{12}xy + b_{22}y^2\end{cases}$$

在原点附近的变化情况，这时应用线性化方法就得不出明确的结果了（见后面）。另外应该指出的是，由线性化方法得到的只是局部的性质，对于研究像极限圈的存在性这样的问题就需要使用其

它的方法了，不过这个内容已经超出这一章所要讨论的范围了。

为了更好地理解线性化方法，我们必须先来研究线性系统的问题，下面我们的讨论范围只限于二维自治常微分线性系统：

$$\dot{\boldsymbol{x}} = A\boldsymbol{x} \tag{A2}$$

或

$$\begin{cases} \dot{x} = a_{11}x + a_{12}y \\ \dot{y} = a_{21}x + a_{22}y \end{cases} \tag{A2a}$$

明显地（为什么?），这个系统有唯一的奇点，即原点（只要矩阵 A 是可逆的）。对于奇点为 $\boldsymbol{p}=(p, q)$ 的线性系统，其形式可表为：

$$\dot{\boldsymbol{x}} = A(\boldsymbol{x} = \boldsymbol{p})$$

或

$$\begin{cases} \dot{x} = a_{11}(x - p) + a_{12}(y - q) \\ \dot{y} = a_{21}(x - p) + a_{22}(y - q) \end{cases} \tag{A2b}$$

显然，这个系统的性质可由第一个系统直接得到，所以下面我们只讨论形如（A2）的自治系统。对于自治线性系统来说，矩阵 A 是一个常数矩阵，但一般地 A 不是对称的。

下面我们来研究系统（A2）的解及其轨线，首先研究一些特殊的情况（即几种特殊形式的标准矩阵所对应的系统），然后类似于解析几何中二次曲线的研究方法，通过线性变换将一般的情况化为特殊的情况。在这里，线性变换的方法如下，设 P 是可逆的常数矩阵，作线性变换，令 $\boldsymbol{Z}(t) = P\boldsymbol{x}(t)$，则有

$$\boldsymbol{Z}(t) = P\boldsymbol{x}(t) \Leftrightarrow \boldsymbol{x}(t) = P^{-1}\boldsymbol{Z}(t) \Leftrightarrow \dot{\boldsymbol{Z}}(t) = PAP^{-1}\boldsymbol{Z}(t)$$

我们只需找到矩阵 P，使 PAP^{-1} 为标准形矩阵便可实现这种一般情况到特殊情况的变换，而 P 的选取以及 PAP^{-1} 的类型都是由矩阵 A 的特征值所决定的。

定义 方程 $\det(A-\lambda I)=0$ 的根称为矩阵 A 的特征值。当 A 为 2×2 阶矩阵时，记

$$A=\begin{pmatrix}a_{11} & a_{12}\\ a_{21} & a_{22}\end{pmatrix},$$

则 $\det(A-\lambda I)=0$ 可写为：

$$\begin{vmatrix}a_{11}-\lambda & a_{12}\\ a_{21} & a_{22}-\lambda\end{vmatrix}=0,$$

或

$$\lambda^2-(a_{11}+a_{22})\lambda+a_{11}a_{22}-a_{12}a_{21}=0$$

在这一章中，我们讨论的矩阵 A 均为 2×2 阶实矩阵，故 A 的特征值为实数或共轭复数，我们可以把矩阵 A 的特征值分为下列几种情形：

（1）两个特征值为不等的实数
（2）两个特征值为相等的实数
（3）两个特征值为不等的纯虚数
（4）两个特征值为不等的复数

} 两个特征值都非零。

（5）两个特征值有一个为零，有一个不为零

（6）两个特征值均为零

下面分别对特征值的这六种情形，讨论其对应的标准形式所对应的微分方程的一些性质，我们的讨论不按次序进行。

对于情形（6），分两种情况讨论。

（a）若

$$\begin{bmatrix}\dot{z}_1\\ \dot{z}_2\end{bmatrix}=\begin{bmatrix}0 & 0\\ 0 & 0\end{bmatrix}\begin{bmatrix}z_1\\ z_2\end{bmatrix}$$

则相平面上的每一点都是奇点！

（b）若

$$\begin{bmatrix}\dot{z}_1\\ \dot{z}_2\end{bmatrix}=\begin{bmatrix}0 & 1\\ 0 & 0\end{bmatrix}\begin{bmatrix}z_1\\ z_2\end{bmatrix}$$

可以证明：z_1 轴上的每一点都是奇点，z_1 轴外的所有轨线都与 z_1 轴平行，并且当 $t\uparrow\infty$ 时，z_1 轴上方的轨线向右延伸，z_1 轴下方的

轨线向左延伸。还可以证明：微分方程组的解为：

$$z(t) = \begin{bmatrix} 1 & t \\ 0 & 1 \end{bmatrix} z(0)$$

对于情形（5），有：

$$\begin{bmatrix} \dot{z}_1 \\ \dot{z}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} z_1 \\ z_2 \end{bmatrix}$$

z_2 轴上每一点都是奇点，轨线是水平射线。

对于情形（3），有：

$$\begin{bmatrix} \dot{z}_1 \\ \dot{z}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & \beta \\ -\beta & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} z_1 \\ z_2 \end{bmatrix}$$

或

$$\begin{cases} \dot{z}_1 = \beta z_2 \\ \dot{z}_2 = -\beta z_1 \end{cases}$$

由第一个方程乘以 z_1，第二个方程乘以 z_2，相加可得：

$$z_1\dot{z}_1 + z_2\dot{z}_2 = 0$$

所以轨线方程为：

$$z_1^2(t) + z_2^2(t) = z_1^2(t_0) + z_2^2(t_0).$$

即轨线为以原点为心的圆。

我们也可以这样来考虑：由

$$\frac{\mathrm{d}z_2}{\mathrm{d}z_1} = -\frac{z_1}{z_2}$$

有：轨线上任一点（z_1，z_2）的切线和此点与原点的的连线互相垂直，由解极几何的知识可知，轨线是以原点为中心的圆。

这个微分方程组的另一种解法是，由第一个方程对 t 求导，再将第二个方程代入第一个方程可得：

$$\dot{z}_1 = -\beta^2 z_1$$

因而其通解为：

$$z_1(t) = r_1\cos\beta(t-t_0) + r_2\sin\beta(t-t_0),$$

由 $z_2=\beta^{-1}\dot{z}_1$ (t) 有：

$$z_2(t) = r_2\cos\beta(t-t_0) - r_1\sin\beta(t-t_0).$$

设 z_1 (t_0) $=z_{10}$，z_2 (t_0) $=z_{20}$则有：

$$\begin{cases} z_1(t) = z_{10}\cos\beta(t-t_0) + z_{20}\sin\beta(t-t_0) \\ z_2(t) = z_{20}\cos\beta(t-t_0) - z_{10}\sin\beta(t-t_0) \end{cases},$$

或

$$z(t) = \begin{bmatrix} c & s \\ -s & c \end{bmatrix} z(t_0),$$

其中 $c=cos\beta$ $(t-t_0)$，$s=sin\beta$ $(t-t_0)$.

对于情形 (4)，有：

$$\begin{bmatrix} \dot{z}_1 \\ \dot{z}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \alpha & \beta \\ -\beta & \alpha \end{bmatrix} \begin{bmatrix} z_1 \\ z_2 \end{bmatrix},$$

或

$$\begin{cases} \dot{z}_1 = \alpha z_1 + \beta z_2 \\ \dot{z}_2 = -\beta z_1 + \alpha z_2 \end{cases}.$$

令 z (t) $=e^{\alpha t}w$ (t)，则 z (t_0) $=e^{\alpha t_0}w$ (t_0)，用原方程组可化为：

$$\begin{cases} \dot{w}_1 = \beta w_2 \\ \dot{w}_1 = -\beta w_1 \end{cases}.$$

从而可得：

$$z(t) = e^{(t-t_0)\alpha}\begin{bmatrix} \cos\beta(t-t_0) & \sin\beta(t-t_0) \\ -\sin\beta(t-t_0) & \cos\beta(t-t_0) \end{bmatrix} z(t_0)$$

记 r (t) $=|z$ (t) $|$，有 r^2 (t) $=z$ $(t)^T z$ (t)，并且可以证明：

$$r(t) = e^{(t-t_0)\alpha} r(t_0).$$

这证明了相平面上的点 z (t) 描述了一条对数螺线。当 $\alpha<0$ 时，随着 t 的增大，螺旋线趋于原点；当 $\alpha>0$ 时，随着 t 的增大，螺旋线远离原点。

练　习

1. 情形（4）也可以通过极坐标变换：

$$\begin{cases} z_1(t) = r(t)\cos\varphi(t) \\ z_2(t) = r(t)\sin\varphi(t) \end{cases}$$

来讨论，证明由此可以导出：

$$\begin{cases} \varphi(t) = \varphi(t_0) - (t - t_0)\beta \\ r(t) = e^{(t-t_0)\alpha} r(t_0), \end{cases}$$

这里记

$$\begin{cases} z_1(t_0) = r(t_0)\cos\varphi(t_0) \\ z_2(t_0) = r(t_0)\sin\varphi(t_0). \end{cases}$$

2. 应用等向线——方向场方法（对 $\alpha>0$，$\alpha<0$，$\beta>0$，$\beta<0$ 各种情形），证明其结果与上面给出的结果是一致的。

对于情形（2），分两种情况讨论。

(a) 若

$$\begin{bmatrix} \dot{z}_1 \\ \dot{z}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & \lambda \end{bmatrix} \begin{bmatrix} z_1 \\ z_2 \end{bmatrix}$$

或

$$\begin{cases} \dot{z}_1 = \lambda z_1 \\ \dot{z}_2 = \lambda z_2 \end{cases}$$

则其解为：

$$\begin{cases} z_1(t) = e^{(t-t_0)\lambda} z_1(t_0) \\ z_2(t) = e^{(t-t_0)\lambda} z_2(t_0) \end{cases}$$

练　习

3. 证明：对 $-\infty<t<\infty$，$z(t)$ 和 $z(t_0)$ 在同一象限。
4. 证明：轨线为射线，且当 $t \uparrow \infty$ 时，轨线是远离原点还是趋于原点完全依赖于 λ 的符号。
5. 求轨线在点 (z_1, z_2) 处的斜率。

6. 证明在这种情况中，轨线和等向线重合。

(b) 若

$$\begin{bmatrix}\dot{z}_1\\ \dot{z}_2\end{bmatrix}=\begin{bmatrix}\lambda & 1\\ 0 & \lambda\end{bmatrix}\begin{bmatrix}z_1\\ z_2\end{bmatrix},$$

或

$$\begin{cases}\dot{z}_1 = \lambda z_1 + z_2\\ \dot{z}_2 = \lambda z_2\end{cases}$$

练　　习

7. 分别 $\lambda>0$ 和 $\lambda<0$ 两种情况，证明水平轴既是轨线又是等向线，除此之外，其它的轨线和等向线不重合。作出方程的等向线及轨线。

由方程组中的第二个方程可解得：

$$z_2(t) = e^{(t-t_0)\lambda}z_2(t_0)$$

将此式代入第一个方程，再乘以 $e^{-\lambda t}$，可有：

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}(e^{-\lambda}z_1(t)) = e^{-\lambda}z_2(t_0)$$

故方程组的解为：

$$\begin{cases}z_1(t) = e^{(t-t_0)\lambda}[z_{10} + z_{20}\cdot(t-t_0)]\\ z_0(t) = e^{(t-t_0)\lambda}z_{20}\end{cases}$$

练　　习

8. 分析这个方程的轨线。证明对于 $\lambda<0$ 的情况，过上半平面的点 $(z_{10}, z_{20}) = (z_1(t_0), z_2(t_0))$ 的轨线在与等向线 $\dot{z}_1=0$，即直线 $\lambda_1 z_1+z_2=0$ 的交点处，$z_1(t)$ 取得最大值。当 (z_{10}, z_{20}) 是下半平面的点时，情况怎样？若 $\lambda>0$ 呢？

对于情形 (1)，有：

$$\begin{bmatrix}\dot{z}_1\\ \dot{z}_2\end{bmatrix}=\begin{bmatrix}\lambda_1 & 0\\ 0 & \lambda_2\end{bmatrix},$$

或

$$\begin{cases}\dot{z}_1 = \lambda_1 z_1\\ \dot{z}_2 = \lambda_2 z_2\end{cases}$$

这里分别 λ_1 与 λ_2 同为负，λ_1 与 λ_2 同为正，λ_1 为负 λ_2 为正，λ_1 为正 λ_2 为负四种情况来讨论。

(a) 对于 $\lambda_1<0$，$\lambda_2<0$ 的情况，方程组的解为：

$$\begin{cases}z_1(t) = e^{(t-t_0)\lambda_1}z_1(t_0)\\ z_2(t) = e^{(t-t_0)\lambda_2}z_2(t_0)\end{cases}$$

对所有的 t，$z(t)$ 和 $z(t_0)$ 在同一象限，当 $t\uparrow\infty$ 时，$z(t)$ 趋于原点。除了有两条特殊轨线（原点不计在内）之外，所有轨线在原点处都有相同的极限方向（当 $t\uparrow\infty$），并且有下面结论：

$$\begin{cases}z_1 \text{ 轴为极限方向当且仅当 } -|\lambda_2|<-|\lambda_1|<0\\ z_2 \text{ 轴为极限方向当且仅当 } -|\lambda_1|<-|\lambda_2|<0.\end{cases}$$

练　习

9. 消去参数 t 求轨线方程，并把 z_2 表为 z_1 的函数，证明在原点处轨线的斜率由下式确定：

$$\begin{cases}\dfrac{dz_2}{dz_1}=0, & \text{当 } 0<|\lambda_1|<|\lambda_2| \text{ 时}\\ \dfrac{dz_1}{dz_2}=0, & \text{当 } 0<|\lambda_2|<|\lambda_1| \text{ 时}\end{cases}$$

10. 求情况 (a) 中两条特殊的轨线。提示：取 $z_{10}=0$ 或 $z_{20}=0$.

(b) 对于 $\lambda_1>0$，$\lambda_2>0$ 的情况，方程解的表达式与 (a) 相同，但当 $t\uparrow\infty$ 时，点 $z(t)$ 远离原点，当 $t\downarrow-\infty$ 时，$z(t)$ 趋于原点，除了两条特殊的轨线之外（原点不计在内），所有轨线在原点处都

有相同的极限方向（当 $t \downarrow -\infty$ 时），并且有下面的结论：

$$\begin{cases} z_1 \text{ 轴为极限方向当且仅当 } 0 < \lambda_1 < \lambda_2, \\ z_2 \text{ 轴为极限方向当且仅当 } 0 < \lambda_2 < \lambda_1. \end{cases}$$

练　习

11. 证明这个结论并求出两条特殊的轨线。

（c）对于 $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$ 的情况，方程解的表达式也与（a）相同，除了有四条特殊的轨线外（不包括原点），轨线的方程为：

$$z_2^{|\lambda_1|} \cdot z_1^{|\lambda_2|} = z_{20}^{|\lambda_1|} \cdot z_{10}^{|\lambda_2|}$$

练　习

12. 研究这些轨线的形状（粗略地说，这些曲线像双曲线）并求出四条特殊的轨线。

（d）对于 $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$ 的情况，请读者自己讨论。

练　习

13. 分别在四种情况（a），（b），（c）和（d）所对应的相图上标出其方向。

根据上面对六种标准形式的讨论，请读者检验下面的结论。如果两个特征值的实部都小于零，那么原点是稳定的；如果两个特征值的实部都大于零，那么原点是不稳定的。对于两个特征值的实部均为零的情况，轨线既不趋于原点也不远离原点。如果有一个特征值大于零，有一个特征值小于零，那么有两条轨线趋于原点，有两条轨线远离原点，其余轨线先靠近原点，然后背离原点。

注 3　如果当 $t \uparrow \infty$ 或 $t \downarrow -\infty$ 时，所有的轨线（最多只有三条例外）在奇点处都有相同的极限方向，那么这种奇点称为**非正规节点**。如果所有轨线都是具有不同方向的直线，那么这种奇点称为**正规节点**。如果两个实特征值有一个大于零，另一个小于零，那

么这种奇点称为**鞍点**。如果两个特征值为严格的复数（不是纯虚数），那么这种奇点称为**焦点**（**螺旋点**）。如果轨线是环绕奇点的闭合曲线，那么这种奇点称为**中心**。如果所有的解 $z(t)$ 有 $\lim_{t\to\infty} z(t)=0$，那么称 **0** 为**渐近稳定奇点**。若 $\lim_{t\to\infty}|z(t)|=\infty$，则称 **0** 为**不稳定奇点**。在线性系统中，当作时间逆转变换 $t=-\tau$ 后，不稳定奇点便成了稳定奇点，为了避免意义上的含糊，我们应该指出，在非正规节点的情形中，所谓极限方向是指当轨线趋近于奇点时，所有轨线（最多有三条轨线例外）的方向。而当我们讨论轨线在奇点处的切线时已经将奇点加补了这些线上。对于线性系统中鞍点的情形，当 $t\uparrow\infty$ 时，有两条轨线趋于原点，这两条轨线称为**内分界线**；当 $t\downarrow-\infty$ 时，有两条轨线趋于原点，这两条轨线称为**外分界线**，这四条特殊的轨线统称为**分界线**。分界线组成了其它形如双曲线的轨线的渐近线。

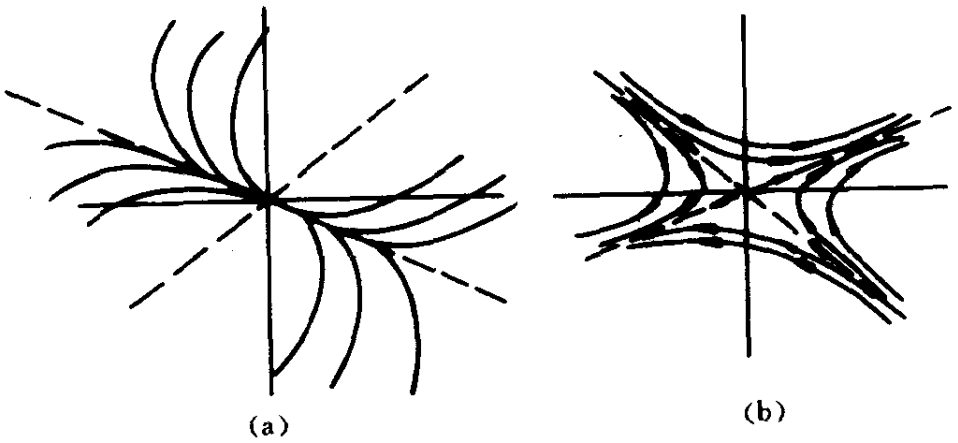


图 4.12　(a) 非正规节点；(b) 鞍点

前面我们将矩阵 A 的特征值分成了六种不同的情形，并讨论了这六种情形所对应的标准形微分方程，现在我们进一步讨论把一般矩阵化为六种标准矩阵的问题，在下面的讨论中我们仍然使用对应于前面特征值的六种不同情形的标号（1）～（6）.

情形（1）　设 2×2 阶矩阵 A 有两个不等，非零的实特征值，

记为 λ_1 和 λ_2，则我们可以构造可逆矩阵 V 使：

$$AV = VA \text{，即 } V^{-1}AV = A$$

这里矩阵

$$A = \begin{bmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{bmatrix},$$

矩阵 V^{-1} 即是前面在公式(*A*2*b*)下面的一段中已经提到的矩阵 P.

练　　习

14. 因为 $\lambda_1 \neq 0$，$\lambda_2 \neq 0$，所以矩阵 A 是可逆的，为什么？

提示：矩阵 A 可逆⇔不存在非零向量 V 使 $AV=0$⇔$\det A \neq 0$. 根据特征值的定义：$\det(A-\lambda I)=0$ 的根称为矩阵 A 的特征值，以及矩阵 A 可逆的第二个判别准则立即可以得到问题的结果。这里的证明需要一些线性代数的结论：

对于矩阵 A，存在非零向量 V 和数 λ（实数或复数），满足：

$$AV = \lambda V$$

当且仅当：

$$(A - \lambda I)V = 0$$

这也等价于：

$$\det(A - \lambda I) = 0$$

由等价命题可知：$AV=\lambda V$ 中的 λ 是矩阵 A 的一个特征值。($AV=\lambda V$ 中的 V 称为特征向量）现在注意到：$AV=0$ 等价于 $AV=0V$，也即存在非零向量 V 使 $AV=0$，从而 0 为矩阵 A 的一个特征值。这与题设矛盾！

15. 设 V_1 和 V_2 都是非零向量。证明：若 $c_1V_1+c_2V_2=0$，那么 c_1 和 c_2 同为零，或 c_1 和 c_2 同不为零（c_1 和 c_2 是实数或复数；零向量的所有分量都是零，非零向量至少有一个分量不为零）。

为了进一步讨论，需要引入两个向量线性相关的概念。二个向量 V_1、V_2 是**线性相关**的当且仅当一个向量是另一个向量的纯量倍数，即：$V_2=rV_1$ 或 $V_1=\delta V_2$. 这等价于：二个向量 V_1，V_2 是线性相关的当且仅当存在非零向量 c（其分量为 c_1 和 c_2）使

$$Vc = 0 \quad \text{或} c_1V_1 + c_2V_2 = 0$$

（根据练习 15，本定义中 c_1，c_2 中任何一个都不可能为零。）显然，由列向量 V_1 和 V_2 组成的 2×2 阶矩阵 V 是不可逆的当且仅当 V_1 和 V_2 是线性相关的。为什么？（参看前面的练习。）

练　习

16. 证明：若

$$\begin{cases} AV_1 = \lambda_1 V_1 \\ AV_2 = \lambda_2 V_2, \end{cases} \quad V_1 \neq 0, V_2 \neq 0, \lambda_1 \neq \lambda_2$$

则 V_1 和 V_2 是线性无关的。

提示：令 $c_1V_1+c_2V_2=\mathbf{0}$，有 $\mathbf{0}=(A-\lambda_1 I)(c_1V_1+c_2V_2)=c_2(\lambda_2-\lambda_1)V_2$，由此可推出 $c_2=0$，因而 $c_1=0$（为什么?）。

由上面的讨论可知，若矩阵 A 有两个不等特征值 λ_1，λ_2，那么特征值所对应的特征向量是线性无关的；若 2×2 阶矩阵 A 有两个不同的特征值，设对应的特征向量为 V_1，V_2，那么任一个二维向量必可表为 $r_1V_1+r_2V_2$ 的形式（为什么?）。

练　习

17. 证明：若 $\lambda_1\neq0$，$\lambda_2\neq0$ 是 $\det(A-\lambda I)=0$ 的两个不等的根，则 V_i 由

$$AV_i = \lambda_i V_i, i = 1,2$$

唯一确定（在相差一个比例系数的意义下），并且矩阵 $V=[V_1V_2]$ 是可逆的（为什么?）。作为练习，求矩阵

$$A' = \begin{bmatrix} 3 & -4 \\ 2 & 9 \end{bmatrix} \text{和} A'' = \begin{bmatrix} -1 & 3 \\ 2 & -2 \end{bmatrix}$$

的特征向量。对这两个例子，验证练习 14 前一段中提到的公式

$$V^{-1}AV = \Lambda,$$

并证明此式子与特征向量的系数无关，也即用 q_1V_1 代替 V_1，q_2V_2 代替 V_2 时，$V^{-1}AV=\Lambda$ 仍成立。

18. 利用变换 $x=V'z$ 和 $x=V''z$，分别将

$$\dot{x} = A'x \quad , \dot{x} = A''x$$

（矩阵 A' 和 A'' 与练习 17 中的矩阵相同）化为：

$$\dot{z} = A'z, \dot{z} = A''z$$

对关于 z 的方程求出所有极限方向，进而求出关于 x 的方程的极限方向，并分别写出关于 z 的方程以及关于 x 的方程之解的表达式。

根据练习 14～18，对情形（1），我们有下面的结论：如果 2×2 阶矩阵 A 有两个不等非零的实特征值 λ_1 和 λ_2，那么可确定其对应的特征向量 V_1 和 V_2，且矩阵

$$V = [V_1\ V_2]$$

是可逆的。令

$$x = Vz$$

则方程：

$$\dot{x} = Ax$$

可化为：

$$\dot{z} = V^{-1}AVz = \Lambda z$$

从而可得方程的解：

$$z(t) = e^{(t-t_0)\Lambda}z_0$$

再由变换公式可有关于 x 的方程的解：

$$x(t) = Vz(t) = Ve^{(t-t_0)\Lambda}z_0 = Ve^{(t-t_0)\Lambda}V^{-1}x_0 *$$

关于轨线的极限方向，对于非正规节点的情况有结论：

$$\begin{cases} z_1 \text{ 轴 } (z_2=0)，\text{ 即向量 } V_1 \text{ 为极限方向，} \\ \qquad\qquad \text{当且仅当：} \lambda_2<\lambda_1<0 \text{ 或 } 0<\lambda_1<\lambda_2; \\ z_2 \text{ 轴 } (z_1=0)，\text{ 即向量 } V_2 \text{ 为极限方向，} \\ \qquad\qquad \text{当且仅当：} \lambda_1<\lambda_2<0 \text{ 或 } 0<\lambda_2<\lambda_1. \end{cases}$$

对于鞍点的情况，有：

趋于原点 0 的分界线为 z_1 轴（即以 V_1 为方向，过奇点的直线），

---

* $\dot{x} = Ax$ 的唯一奇点，即原点是稳定的，当且仅当 λ_1 和 λ_2 都小于零。

当且仅当：$\lambda_1<0<\lambda_2$

趋于原点 0 的分界线为 z_2 轴（即以 V_2 为方向，过奇点的直线），

当且仅当：$\lambda_2<0<\lambda_1$.

练　习

19. 对微分方程组

$$\dot{x}=A'x \text{ 和 } \dot{x}=A''x$$

（A'，A''同练习 17），应用情形（1）的结论。

情形（2）　设 2×2 阶矩阵 A 有非零相等的实特征值 λ_0，这可分为两种可能情况。

(a) 有两个线性无关的向量 V_1，V_2 满足：$AV=\lambda_0 V$，或满足 $(A-\lambda_0 I)V=0$. 对于这种情况，由线性代数的知识有：$A-\lambda_0 I$ 的秩为 0，所以 $A-\lambda_0 I$ 的每一个元素均为 0，从而有：

$$A=\lambda_0 I$$

这已是标准形式了。

(b) 仅有一个向量（在相差一个比例系数的意义下）V_1 满足：$AV=\lambda_0 V$，也即满足：$(A-\lambda_0 I)V=0$. 对于这种情况，可以证明（练习 21）：任取 W（不是 V_1 的倍数），存在实数 r 使：

$$(A-\lambda_0 I)w=rV_1=u$$

由此可得：

$$A[u\ w]=[Au\ Aw]=[\lambda_0 u\ u+\lambda_0 w]$$

$$=[u\ w]\begin{bmatrix}\lambda_0 & 1\\ 0 & \lambda_0\end{bmatrix}.$$

记 $V=[u\ w]$ 和

$$\Lambda=\begin{bmatrix}\lambda_0 & 1\\ 0 & \lambda_0\end{bmatrix}$$

有：

$$A\,V = V\,\Lambda.$$

由此可将一般形式化为标准形式（2）（b）. 并且可以证明：趋于奇点的轨线的极限方向为 z_1 轴，也即向量 V_1.

练　　习

20. 对微分方程：

$$\dot{x} = Ax,$$

其中：

$$A = \begin{bmatrix} -1 & 1 \\ -9 & 5 \end{bmatrix}$$

按上面讨论的步骤，写出整个求解过程。

21. 在情形（2）（b）的推导过程中，用到了下面的结论，请予以证明。

（α）　如果 $\det(A-\lambda I)=0$ 有重根 λ_0，那么矩阵 $(A-\lambda_0 I)^2=0$.

（β）　令 $u=(A-\lambda_0 I)w$，则有 $(A-\lambda_0 I)u=0$，这意味着：$u=\gamma v_1$，为什么？

（γ）　若 w 不是 V_1 的倍数，则矩阵

$$V = [u\ w]$$

是可逆的。

情形（3）和（4）　设 2×2 阶矩阵 A 有两个共轭复特征值 $\alpha \pm i\beta, \beta \neq 0$，$u$ 是对应于 $\alpha + i\beta$ 的特征向量，即：

$$Au = (\alpha + i\beta)u,$$

则向量 u 的分量不可能是实数或纯虚数（为什么?）。

记 $u=V+iw$，$V\neq 0 w\neq 0$，，V，w 是实向量。由

$$A(V + iw) = (\alpha + i\beta)(V + iw)$$

以及实部，虚部对应相等可得：

$$AV = \alpha V - \beta w$$

$$Aw = \beta V + \alpha w.$$

练　习

22. 证明 v 和 w 是线性无关的。由练习 15 可知，只需证明：不存在均不为 0 的数 c_1 和 c_2 使：

$$c_1 v + c_2 w = 0.$$

反证：若 $c_1 \neq 0$，$c_2 \neq 0$ 使 $c_1 v + c_2 w = 0$，则有：

$$c_1 v = -c_2 w$$

由：

$$A(v + iw) = (\alpha + i\beta)(v + iw)$$

可得：

$$Aw = (\alpha + i\beta)w.$$

这与假设 $\beta \neq 0$ 矛盾。为什么？因而只可能有 $c_1 = 0$ 和 $c_2 = 0$，由此可知，v 和 w 是线性无关的。

记 $V = [v \quad w]$，$\Lambda = \begin{bmatrix} \alpha & \beta \\ -\beta & \alpha \end{bmatrix}$，则方程组：

$$\begin{cases} Av = \alpha v - \beta w \\ Aw = \beta v + \alpha w \end{cases}$$

可写为：

$$A\,V = V\,\Lambda,$$

这里 V 是可逆的。

由前面的论论知：

$$\dot{x} = Ax$$

的解为：

$$x(t) = V\,z(t)$$

其中：

$$z(t) = e^{(t-t_0)\begin{bmatrix} c & s \\ -s & c \end{bmatrix}} z(t_0),$$

这里 $c = \cos\beta(t - t_0)$，$s = \sin\beta(t - t_0)$，$z(t_0) = v^{-1}x(t_0)$．由 $z(t)$ 的表达式可得：

$$z(t)^T z(t) = e^{2(t-t_0)\alpha} z(t_0)^T z(t_0).$$

从而有下面结论：

如果 $\alpha \begin{cases} <0 \\ =0 \\ >0 \end{cases}$，则 $z(t)$ 与原点（奇点）的距离 $\begin{cases} \text{缩短} \\ \text{不变} \\ \text{增大} \end{cases}$，对应的奇点（即原点）为 $\begin{cases} \text{稳定奇点} \\ \text{中　　心} \\ \text{不稳定奇点} \end{cases}$。

同样地，对于 $x(t)$ 有：

$$x(t)^T(V V^T)^{-1}x(t) = e^{2(t-t_0)\alpha} x_0{}^T(V V^{-1})x_0$$

因此，如果 $\alpha \begin{cases} <0 \\ =0 \\ >0 \end{cases}$，那么描述积分曲线的点 $x(t)$ 与原点的距离 $\begin{cases} \text{渐渐缩短} \\ \text{不　　变} \\ \text{渐渐增大} \end{cases}$，并且有结论：原点（即奇点）为渐近稳定的，当且仅当：$\alpha<0$.

情形（5）　矩阵有一个特征值为 0. 由特征方程 $\det(A-\lambda I)=0$ 有：

$$\lambda^2 - \lambda(a_{11}+a_{22}) + a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} = 0.$$

因为有一特征值为 0，所以有：$a_{11}a_{22}=a_{12}a_{21}$. 这可分为几种情况来讨论。

(α)　若 $a_{11}/a_{21}=a_{12}/a_{22}=p^{-1}$，记 $a_{11}=a$，$a_{12}=b$，则有：

$$A = \begin{bmatrix} a & b \\ pa & pb \end{bmatrix}.$$

(β)　若 $a_{12}=0=a_{22}$，这是情况 (α) 的特殊情形（为什么?）。

(γ)　若 $a_{22}=0=a_{21}$，这也是 (α) 的特殊情形。

(δ)　零元素的其它可能选择均可化为 (β) 和 (γ) 的情形。

在这种情形中，有结论：

另一个特征值不为零，当且仅当：在情况（α）中，$a+pb\neq 0$；在情况（β）和（γ）中，$a_{11}\neq 0$.

练　习

23. 由于情况（β），（γ），（δ）均是（α）的特例，故只需讨论情况（α）即可。证明：情形（5）中非零的特征值为 $a+pb$，且其对应的特征向量有分量 1 和 p，另一特征向量有分量 $-b$ 和 a，并且这两个特征向量是线性无关的。记：

$$A=\begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix},\quad V=\begin{bmatrix} 1 & -b \\ p & a \end{bmatrix},\quad \Lambda=\begin{bmatrix} a+pb & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$

则有：

$$AV=V\Lambda.$$

练习 23 给出了情形（5）化为标准型的方法。由情形（5）所对应的微分方程的解易知：在这个系统中，不存在渐近稳定奇点。

情形（6）　两个特征值均为零。令 $a+pb=0$，（为什么?）由情形（5）的第一种情况可有：

$$A=\begin{bmatrix} -pb & b \\ -p^2b & pb \end{bmatrix}.$$

这里分两种情况来讨论。

（a）若 $b=0$，则 A 已具有前面已经讨论过的标准形。

（b）若 $b\neq 0$，p 为任意数，记

$$A=\begin{bmatrix} -pb & b \\ -p^2b & pb \end{bmatrix},\quad V=\begin{bmatrix} 1 & 0 \\ p & b^{-1} \end{bmatrix},\quad \Lambda=\begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$

则可以证明：

$$AV=V\Lambda.$$

在这里，V 是可逆的。读者可以求出这种情形所对应的微分方程的所有奇点，并证明系统中不存在渐近稳定奇点。

注 4　前面我们讨论了节点的极限方向，鞍点的分界线方向，螺旋点（焦点）不存在渐近方向等问题。在练习 9～11，练习 19 前面的讨论和练习 20 前面最后一行中，我们对非正规节点附近轨线作了研究并得出了结论：轨线的极限方向是由矩阵 A 较靠近于零的特征值所对应的特征向量所确定的，而例外的轨线的方向是由另一特征值所对应的特征向量确定的；在练习 12，注 3 的后半部分以及练习 19 前面的讨论中，我们证明了趋于鞍点的分界线的方向是由矩阵 A 的小于零的特征值所对应的特征向量确定的，而背离鞍点的分界线的方向则是由大于零的特征值所对应的特征向量确定的。求极限方向和分界线方向的斜率有一个简捷的方法，不过这个方法不能分辨极限方向和分界线。但是在许多情况下，当我们用等向线——方向场方法作出相图时，就能清楚地看出其差别了。设 K_1 和 K_2 表示非正规节点的两个极限方向（占优势的和例外的，在这种情况中，有一个方向是所有轨线的极限方向（其中有两条轨线例外），例外的两条轨线在同一个方向上，这个方向称为例外的方向）的斜率，或者是 k_1，k_2 表示鞍点情形中趋于奇点的分界线方向和背离奇点的分界线方向的斜率，则 k_1 和 k_2 是二次方程：

$$a_{12} = k^2 + (a_{11} - a_{12})k - a_{21} = 0$$

的两个根。这里

$$\begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix} = A$$

是系统 $\dot{x} = Ax$ 的矩阵。当 $(a_{11}-a_{22})^2+4a_{12}a_{21}<0$ 时，方程没有实根。可以证明，在此条件下，矩阵 A 没有实特征值。因此，微分方程有没有焦点可以由 k 方程（即 $a_{12}k^2+(a_{11}-a_{22})k-a_{21}=0$）来判别。对于奇点是不是鞍点的判别，则可以用等向线——方向场方法或矩阵 A 的特征值的符号来判定。稳定和不稳定奇点的判别以及焦点的稳定性的判别可以由矩阵 A 的实部符号来判定。稳定和

不稳定奇点的判别也可以用方向场方法来判定，但是对于焦点的稳定性就不能用此方法了。

练　习

24. 设 λ_i 是 2×2 阶矩阵 A 的特征值，V_i 是对应的特征向量，其分量为 v_{1i}，v_{2i}. 证明：

$$k_i=\frac{V_{2i}}{V_{1i}}=\frac{\lambda_i-a_{11}}{a_{12}}\qquad i=1,2$$

$$k_1+k_2=\frac{\lambda_1+\lambda_2-2a_{11}}{a_{12}}=\frac{a_{22}-a_{11}}{a_{12}}$$

$$k_1k_2=-\frac{a_{21}}{a_{12}}$$

这些结论直接证明了 k_1 和 k_2 是方程

$$a_{12}k^2+(a_{11}-a_{22})k-a_{21}=0$$

的两个根。

注 5　如果在系统 $\dot{x}=Ax$ 中，x 是 n 维向量，A 是 $n\times n$ 阶矩阵 $(n>2)$，那么情况就要比 $n=2$ 的情况复杂得多了，目前较为完整讨论过的只有 $n=3$ 的情况*。对于一般的 n 维线性系统，较为完整的结果是关于稳定性的：若 A 的所有特征值 λ 有严格小于零的实部，则当 $t\uparrow\infty$ 时，所有解曲线趋于零；若 A 的所有特征值 λ 的实部均大于零，则当 $t\downarrow-\infty$ 时，所有解曲线趋于零；若矩阵 A 的特征值中既有大于零的实部又有小于零的实部，则这种情况和前面讨论的鞍点情形类似：大多数轨线先靠近于奇点 **0**，然后背离奇点 **0** 至无穷远。在这里我们就不打算更详细地讨论有关 n 维系统相图的问题了。

A.4　线性化方法

线性化方法可用来研究非线性问题局部相图的性质，也即奇

* 见 J. W. Keyn, "Classification and description of the singular points of a system of three differentiol equations," z. Angew. Math. phys. Vol. 15, pp. 540—557, 1964.

点附近轨线的性质。设

$$\dot{x}(t) = f(x(t)) \qquad (A3)$$

是非线性自治系统，ξ 是此系统的一个奇点，也即有：

$$f(\xi) = O$$

其中 f 是 n 维向量空间到 n 维向量空间的映射。用线性化方法研究奇点附近轨线性质的一般步骤是：

(1) 作变换 $x(t) = \xi + y(t)$ 有：

$$\dot{y}(t) = f(\xi + y(t)), \qquad (A4)$$

(2) 在 ξ 点作台劳展开：

$$f(\xi + y(t)) = f(\xi) + Df(\xi) \cdot y + o(\| y \|).$$

这里 $Df(\frown)$ 是第 i 行第 j 列的元素为 $D_j f_i(\frown)$ 的 $n \times n$ 阶矩阵，其中 $D_j f_i(\frown)$ 表示 $f(x)$ 的第 i 个分量对 x_j 的偏导数。

(3) 研究线性系统

$$\dot{y}(t) = Df(\xi) \cdot y(t) \qquad (A5)$$

在 $y=0$ 点邻域内解的性质。

(4) 由 $\dot{y}(t) = Df(\xi) \cdot y(t)$ 在原点邻域内解的性质推断 $\dot{x}(t) = f(x)$ 在 ξ 邻域内解的性质。

线性化方法可以把对非线性方程奇点附近性质的研究转化为线性方程的问题来研究，在一定的条件下，这种方法是可行的（与 $Df(\xi)$ 的特征值以及误差项 $0(\| y \|)$ 有关）。由线性方程的性质推断原方程的性质有一些定理作为依据，但是其证明过程相对于我们现在的目标来说太过于复杂了，我们将先给出一些例子和反例，然后再列出一些有关的定理。关于线性化方法的应用方面，主要的工作是研究矩阵 $Df(\xi)$ 的 λ 方程和 k 方程。

练　习

1. 微分方程 $\dot{x}=x(1-x)$ 有两个奇点 $x=0$ 和 $x=1$. 用线性化方法证明对应的线

性方程在 $x=0$ 点是不稳定的，在 $x=1$ 点是稳定的。提示：将 $\dot{x}=x(1-x)$ 分别在 $x=0$ 和 $x=1$ 处作台劳展开并取一次近似方程，用 y 来表示有：

$$\overset{y=y}{\Leftrightarrow} \quad , \quad \overset{y=-y}{\Leftrightarrow}$$
$$y(t)=e^{t-t_0}y_0 \qquad y(t)=e^{-(t-t_0)}y_0$$

由解的表达式易得结论。

另一种解法。这里 $Df(\zeta)$ 只是一个实数，或者说，$Df(\zeta)$ 只是一个 1×1 阶矩阵，其特征值就是 $Df(\zeta)$，对于函数 $f(x)=x-x^2$，求 $Df(x)$，$Df(0)$ 和 $Df(1)$，并证明由特征值得到的结论和用第一种方法得到的结论是相同的。

2. 微分方程组

$$\begin{cases}\dot{x}_1 = x_1(a_1 - b_{11}\log x_1 - b_{12}\log x_2)\\ \dot{x}_2 = x_2(a_2 - b_{21}\log x_1 - b_{22}\log x_2)\end{cases} \tag{A6}$$

有一个奇点 (ζ_1, ζ_2)，(ζ_1, ζ_2) 由方程

$$\begin{cases}b_{11}\log\zeta_1 + b_{12}\log\zeta_2 = a_1\\ b_{21}\log\zeta_1 + b_{22}\log\zeta_2 = a_2\end{cases}$$

确定，求 $Df(\zeta)$，并证明对应的 λ 方程为：

$$\lambda^2 + (b_{11}+b_{22})\lambda + (b_{11}b_{22} - b_{12}b_{21}) = 0$$

在 (A6) 中作变换：$\log x_i = y_i$，及 $y_i=\eta_i+z_i$，其中 $\eta_i=\log\zeta_i$，则奇点 $z=0$ 对应于 $x=\zeta$。变换后，对于 $z(t)$ 的微分方程可以求出显式解，从而原方程的解 $x(t)$ 可由 $z(t)$ 表出。读者可以用两种方法证明结论：奇点 ζ 是稳定的当且仅当 $b_{11}b_{22}-b_{12}b_{21}>0$，且 $b_{11}+b_{22}>0$. 第一种方法：直接根据方程的解来证明；第二种方法：由 λ 方程来证明。读者还可以证明：

ζ 是 (A6) 的稳定奇点，当且仅当：0 是关于 $z(t)$ 的方程的稳定奇点。显然求 $Df(\zeta)$ 的 λ 方程比求关于 $x(t)$ 的微分方程的显式解要简单得多。如果读者是一个酷爱工作的人，他可能会令 $x(t)=\zeta+e(t)$，求出关于 $e(t)$ 的微分方程并将其作台劳展开，求出 $e_1(t)$ 和 $e_2(t)$ 的线性部分。根据上面的讨论，其结果是容易解释的。

3. 微分方程组

$$\begin{cases}\dot{x}_1 = -x_1x_1 + x_2^2\\ \dot{x}_2 = x_1^2 - \lambda_2 x_2\end{cases} \tag{A7}$$

有两个奇点 (0, 0) 和 $((\lambda_1\lambda_2^2)^{1/3}, (\lambda_1^2\lambda_2)^{1/3})$，求奇点处的矩阵 $Df(x)$ 及其特征值，并求出重要方向的斜率。如果 $0<\lambda_1<\lambda_2$，那么 x_1 轴是奇点 (0, 0) 邻域内轨线的极限方向，请详细地作出奇点附近的一些轨线。

4. 微分方程组

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -x_1 - \dfrac{x_2}{\log\sqrt{x_1^2+x_2^2}} & \boldsymbol{x} \neq \boldsymbol{o} \\ \dot{x}_2 = -x_2 + \dfrac{x_1}{\log\sqrt{x_1^2+x_2^2}} & \\ \dot{\boldsymbol{x}} = \boldsymbol{o} & \boldsymbol{x} = \boldsymbol{o} \end{cases} \tag{A8}$$

在 $x_1^2+x_2^2=1-\delta$，$0<\delta<1$，中有显式解，这个解与微分方程组（A8）的线性化方程组

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -x_1 \\ \dot{x}_2 = -x_2 \end{cases} \tag{A8a}$$

的解在奇点 0 处的性质完全不同（见练习 6）. （A8a）的解为：$\boldsymbol{x}(t) = e^{-(t-t_0)}\boldsymbol{x}_o$，在相平面上的轨线方程为：

$$x_2(t)/x_1(t) = x_{20}/x_{10}.$$

（轨线是以原点为一端的射线）。对于（A8）的求解：作极坐标变换：

$$\begin{cases} x_1(t) = r(t)\cos\varphi(t) \\ x_2(t) = r(t)\sin\varphi(t) \end{cases}$$

可以导出：

$$\begin{cases} \dot{r}(t) = -r(t) \\ \dot{\varphi}(t) = \dfrac{1}{\log r(t)} \end{cases} \tag{A8b}$$

其解为：

$$\begin{cases} r(t) = e^{-(t-t_0)}r_0 \\ \varphi(t) = \varphi(t_0) - \log(t - t_0 - \log r_0) + \log(-\log r_0) \end{cases} \quad t \geqslant t_0 \tag{A9}$$

因为我们仅考虑 $x_1^2+x_2^2<1-8$ 的情况，故 $t-t_0-\log r_o>t-t_0\geqslant 0$. 由（A9）知，微分方程组（A8）的解是趋于原点的螺旋线，这与（A8a）的轨线是完全不同的。

5. 在练习 4 中，虽然微分方程组（A8）的轨线与它的线性化方程组的轨线有很大的差异，但是两者有一点是共同的，即是：如果两个微分方程组的初始值在以 0 为中心的单位圆内，那么当 $t\uparrow\infty$ 时，轨线都趋于原点。请验证这一结论。造成这种差别的原因在于余项 $x_i/\log r$（$r=\sqrt{x_1^2+x_2^2}$）收敛于零的速度不够快，请参阅下面的有关定理。

6. 在练习 4 中，我们说（A8a）是（A8）的线性化方程组。这似乎有点难以确信，

因为 $x_i/logr$ 是非线性项并且比线性项趋于 0 的速度快。但是在这个附录的第 4 节开头所提到的线性化方法中，线性化方程是用矩阵 $Df(O)$ 来描述的（这是因为（A8）的奇点为 O），请计算 $Df(O)$.

提示：直接从定义计算原点的偏导数，例如计算：

$$\lim_{h\to 0}\frac{f_1(h,0)-f_1(0,0)}{h}$$

比通常的方法要简单得多。

7. 证明原点是（A8）的唯一奇点。

提示：用反证法。若原点不是奇点，用 x_1 乘以第一个方程，x_2 乘以第二个方程，然后两式相加可得 $x_1^2+x_2^2=0$，从而导出矛盾！

从前面的例子可以看出：只要特征值 λ 有非零实部，即使是在非线性方程的轨线与它的线性化方程的轨线不同的情况下，非线性方程与它的线性化方程解的稳定性也是相同的。下面再举出一些特征值 λ 有零实部的例子，在这种情况下，非线性方程与它的线性化方程就没有这一性质了。例如，我们可以举出这样的例子：在非线性系统的唯一奇点的任何邻域中，线性化系统有连续的奇点。虽然这两个系统的渐近性质是完全不同的。

练　习

8. 研究方程组

$$\begin{cases}\dot{x}_1=x_1^3\\ \dot{x}_2=-x_2\end{cases}\qquad(A10)$$

和它的线性化方程组

$$\begin{cases}\dot{x}_1=0\\ \dot{x}_2=-x_2\end{cases}\qquad(A10a)$$

奇点的性质。线性化方程组的相图是一簇平行于 x_2 轴的射线，而非线性方程组的相图则与原点为鞍点的线性方程组的相图极为相似。请补充其细节。

提示：（A10）的轨线方程为：

$$x_2=e^{1/2x_1^2}e^{-1/2x_{10}^2}x_{20}.$$

这些轨线有不同的水平渐近线。

9. 研究方程组

$$\begin{cases}\dot{x}_1 = -x_1^3 \\ \dot{x}_2 = -x_2\end{cases} \tag{A11}$$

和它的线性化方程组

$$\begin{cases}\dot{x}_1 = 0 \\ \dot{x}_2 = -x_2\end{cases} \tag{A11a}$$

奇点的性质。这里线性化方程组与练习 8 中的（A10a）是相同的，但非线性方程组是不同的。证明：对于（A11），无论初始值 x_0 取何值，当 $t \uparrow \infty$ 时，对应的解将趋于 O，即原点为稳定的，并且证明在原点处，所有轨线的极限方向为 x_1 轴，两条例外轨线为 x_2 轴。

提示：（A11）的轨线方程为：

$$x_2 = e^{-1/2x_1^2} e^{1/2x_{10}^2} x_{20}.$$

当 $t \uparrow \infty$ 时，$x_2(t)/x_{20} \downarrow 0$，$|x_1(t)| \downarrow 0$. 对于每一条轨线（除两条与 x_2 轴重合的轨线以及原点外），可以证明：当 $|x_1| \downarrow 0$ 时，有 $x_2/x_1 \downarrow 0$. 这说明了所有轨线均以 x_1 轴为极限方向。对于 $|x_1| \uparrow \infty$ 的情况，请读者考虑并作出其相图。

10. 微分方程组

$$\begin{cases}\dot{x}_1 = x_1^2 \\ \dot{x}_2 = -x_2\end{cases} \tag{A12}$$

的相图中有一半象（A10），有一半象（A11），请作出其相图。

11. 研究微分方程组

$$\begin{cases}\dot{x}_1 = -x_2 + x_1(1-r^2)r \\ \dot{x}_2 = x_1 + x_2(1-r^2)r\end{cases} \tag{A13}$$

这里 $r=\sqrt{x_1^2+x_2^2}$. 作极坐标变换：

$$\begin{cases}x_1 = r\cos\varphi \\ x_2 = r\sin\varphi\end{cases}$$

可得：

$$\begin{cases}\dot{r} = (1-r^2)r^2 \\ \varphi = 1\end{cases} \qquad (r \geqslant 0) \tag{A13a}$$

由第一个方程有：

$$\frac{\dot{r}}{r^2} + \frac{1}{2}\frac{\dot{r}}{1-r} + \frac{1}{2}\frac{\dot{r}}{1+r} = 1$$

积分即得：

$$e^{t-t_0}=e^{-\frac{1}{r}+\frac{1}{r_0}}\sqrt{\frac{1+r}{1+r_0}\cdot\frac{1-r_0}{1-r}}\qquad r_0>0$$

由上式可知：当$0<r_0<1$时，对于一切的$t>t_0$，$r=r(t)$包含于开区间（0，1）中，并且在（0，1）中，方程右边是r的单调增函数，因而上式定义了一个以t为自变量的函数。可以证明：当$t\uparrow\infty$时，$r=r(t)\uparrow 1$，又因为$\varphi(t)=t-t_0$，所以（A13）的积分曲线是趋于单位圆（给定初值r_0：$0<r_0<1$）的螺旋线，因而原点不是稳定焦点。但是对于线性化方程组：

$$\begin{cases}\dot{x}_1=-x_2\\ \dot{x}_2=x_1\end{cases}\qquad(A13b)$$

它的相图是一簇以原点为中心的圆，也即原点是（A13b）的一个中心。

在 Andronov 等人的专著［4］以及 E. A. Coddington 和 N. Levinson 的专著［10］的第 5 章中*，详细地讨论了有关线性化的问题，在这里我们只提到其中的某些结论，在下面的讨论中，我们假定原点为奇点（因为从（A3）到（A4）的变换不影响奇点的性质），矩阵 Df（O）是可逆的，并且其特征值有非零实部。我们还对 $f(x)$ 的非线性部分 $f(x)-Df(O)\cdot x$ 附加了某些条件，这些条件对讨论系统的稳定性也是需要的。下面我们先讨论系统的稳定性（局部），然后再考虑轨线对奇点的趋近方式。

定理 $A1$　考虑微分方程

$$\dot{x}=f(x)\qquad(A14)$$

如果 $f(O)=O$，矩阵 $Df(O)$ 的特征值有小于零的实部，并且有：

$$f(x)-Df(o)\cdot x=0(\|x\|),\qquad(A15)$$

那么原点 O 是方程 $\dot{x}=f(x)$ 的一个稳定奇点。（例子见练习 12）

术语解释　（$A15$）的含义是：

---

* 也可参阅 L. Cesari, Asymptotic Behavior and Stability Problems in Drdinary Diffential Equations, New York: Springer, 1963, Sec, 9. 1

$$\lim_{x\to 0}\frac{\|f(x)-Df(o)\cdot x\|}{\|x\|}=0 \qquad (A15)$$

这里 $\|\cdot\|$ 表示范数，经常采用的三个范数是：

$$\|y\|=\sqrt{y_1^2+y_2^2},\ \|y\|$$

$$=|y_1|+|y_2|,\ \|y\|=\max(|y_1|,|y_2|).$$

“原点 O 是方程 $\dot{x}=f(x)$ 的一个稳定奇点”的含义是：存在实数 $\varepsilon>0$，使得方程的每一个解 $x(t)$，在某一时刻 τ 后有 $\|x(t)\|<\varepsilon$，并且有性质：

$$\lim_{t\uparrow\infty}\|x(t)\|=0.$$

注 1　在上面范数的三种定义中，$\|y\|<\alpha$ 的意思稍微有点差别，读者不难证明下面的结论。对于范数的第一种定义有：

若 $\|y\|<\alpha$，则有 $|y_1|<\alpha$，且 $|y_2|<\alpha$.

反之，若 $|y_1|<\frac{\alpha}{\sqrt{2}}$，且 $|y_2|<\frac{\alpha}{\sqrt{2}}$，则有 $\|y\|<\alpha$.

对于范数的第二种定义有：

若 $\|y\|<\alpha$，则有 $|y_1|<\alpha$，且 $|y_2|<\alpha$. 反之，若 $|y_1|<\frac{\alpha}{2}$，且 $|y_2|<\frac{\alpha}{2}$，则有 $\|y\|<\alpha$. 对于范数的第三种定义有：

若 $\|y\|<\alpha$，则有 $|y_1|<\alpha$，且 $|y_2|<\alpha$. 反之，若 $|y_1|<\alpha$，且 $|y_2|<\alpha$，则有 $\|y\|<\alpha$. 对于范数这三种不同的定义都有结论：

$\lim_{t\uparrow\infty}\|x(t)\|=0$ 当且仅当 $\lim_{t\uparrow\infty}x_1(t)=0$，且 $\lim_{t\uparrow\infty}x_2(t)=0$.

练　习

12. 证明方程组：

$$\begin{cases}\dot{x}_1=a_{11}x_1+a_{12}x_2+b_{11}x_1^2+2b_{12}x_1x_2+b_{22}x_2^2\\ \dot{x}_2=a_{21}x_1+a_{22}x_2+c_{11}x_1^2+2c_{12}x_1x_2+c_{22}x_2^2\end{cases} \qquad (A16)$$

无论选用哪一种范数，均满足 (A15).

提示：所要证明的问题等价于证明：

$$\lim_{x\to o}\frac{b_{11}x_1^2+2b_{12}x_1x_2+b_{22}x_2^2}{\sqrt{x_1^2+x_2^2}}=0,$$

和

$$\lim_{x\to o}\frac{c_{11}x_1^2+2c_{12}x_1x_2+c_{22}x_2^2}{\sqrt{x_1^2+x_2^2}}=0.$$

可将其转化为极坐标来证明。如果我们再证明（A16）的矩阵 $A=[a_{ij}]$ 的特征值有小于零的实部，那么便可以有原点为稳定奇点的结论。

在这一章中，我们提到的许多模型都有形如（A16）一样的形式，因此对这些模型应用定理 A.1 时，只需检验线性部分的矩阵的特征值即可。

练　习

13. 证明在练习 4 中，原点是微分方程组（A8）的一个稳定奇点。
14. 练习 8—10 中讨论的微分方程组不能应用定理 A1，为什么？

定理 A2　考虑微分方程：

$$\dot{x}=f(x)$$

设 $f(O)=O$，如果原点 O 是线性化方程：

$$\dot{x}=Df(o)\cdot x$$

的一个焦点，并且

$$f(x)-Df(o)\cdot x=0(\|x\|)$$

那么原点 O 也是 $\dot{x}=f(x)$ 的一个焦点。

术语解释　“原点 O 是 $\dot{x}=f(x)$ 的一个焦点”，对于非线性方程来说，这个句子需要更严格地定义，在这里焦点包含有两种情况，或是稳定焦点或是不稳定焦点。原点是稳定的焦点，当且仅当：1）原点是稳定的；2）在极坐标系中，微分方程的解

$$\begin{cases}x_1(t)=r(t)\cos\varphi(t)\\ x_2(t)=r(t)\sin\varphi(t)\end{cases}$$

具有性质：当 $t \uparrow \infty$ 时，$r(t) \to 0$（这说明了原点是稳定的）且 $|\varphi(t)| \uparrow \infty$（这说明了原点是焦点）。对于原点是不稳焦点的定义，可由稳定焦点的定义中，作变换 $t=-\tau$ 而得到。

注 2　定理 *A*2 在很弱的条件下，即在条件

$$f(x) - Df(o) \cdot x = 0(\|x\|)$$

下，不仅叙述了解的稳定性，而且也说明了积分曲线对奇点的趋近方式。练习 4 说明了在满足定理 *A*2 的条件下，不能保证正规节点在线性到非线性的过渡中不变，但焦点的性质在这种过渡中是不变的。(在 Coddington 和 Levinson 的专著[10]中的第 378 页上，指明了在这种弱条件下，从线性到非线性的过渡中，焦点可以不保持其“正规性”，但在这里就不做详细地讨论了)

练　　习

15. 中心与焦点的性质很不相同。如果原点是线性化方程：

$$\dot{x} = Df(o) \cdot x$$

的一个中心，那么原点可以是方程：

$$x = f(x)$$

的中心，也可以是稳定焦点，还可以是不稳定焦点。即使 $f(x)$ 的非线性部分满足比 (*A*15) 更强的条件，也不能保证中心在线性到非线性过渡中的不变性。用下面三个方程组：

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_2 + x_2 r \\ \dot{x}_2 = -x_1 - x_1 r \end{cases}, \quad \begin{cases} \dot{x}_1 = x_2 - x_1 r \\ \dot{x}_2 = -x_1 - x_2 r \end{cases}, \quad \begin{cases} \dot{x}_1 = x_2 + x_1 r \\ \dot{x}_2 = -x_1 + x_2 r \end{cases},$$

来验证这一结论。在这里 $r=\sqrt{x_1^2+x_2^2}$. 另一个非线性方程和它的线性化方程同时有中心的例子是 Volterra 捕食者——被捕食者模型（见 2.1 节中的练习 3)。

定理 *A*3　考虑微分方程：

$$\dot{x} = f(x)$$

设 $f(O)=O$，如果

$$f(x) - Df(o) \cdot x = 0(\|x\|)$$

且矩阵 $Df(o)$ 有小于零的不等实特征值，无妨记为 $\lambda_2<\lambda_1<0$，那么当 $t\uparrow\infty$ 时，对于 $x=f(x)$ 的每一条轨线，只要开始时足够靠近于 O，此轨线必定沿四个方向中的一个趋于 O，大多数轨线沿 V_1 或 $-V_1$ 方向趋于 O，并且至少各有一条轨线沿 V_2 和 $-V_2$ 方向趋于 O. 这里 V_1 是 $Df(o)$ 的特征值 λ_1 所对应的特征向量，V_2 是特征值 λ_2 所对应的特征向量。

$f(x)$ 的非线性部分如果满足更强的条件，那么可使非线性方程的相图和它的线性化方程的相图在奇点邻域中完全相似，也即只有一条轨线沿 V_2 方向趋于 0，并且也只有一条轨线沿 $-V_2$ 方向趋于 O. 在这里提到的更强的条件可以是在奇点邻域中 $f(x)$ 的偏导数连续，即：

$D_jf_i(x_1,x_2)$ 在 O 邻域中连续。

多项式方程（例如练习 12 中的方程（A16））满足这个条件，所以方程的局部相图和它的线性化方程的局部相图是一样的。

注 3　在定理 A3 中，如果矩阵 $Df(O)$ 的两个特征值相等，那么根据练习 4，奇点 O 可以是方程 $x=f(x)$ 的一个焦点。但是如果原点 O 是线性化方程的正规节点，也即 $Df(O)$ 是一个对角线元素相等的对角矩阵，并且还满足条件：

$$f(x)=Df(o)\cdot x=0(\|x\|^{1+\varepsilon})\quad,\quad \varepsilon>0 \tag{A17}$$

那么原点 O 也是非线性方程 $x=f(x)$ 的正规节点。在这里，条件（A17）比定理 A3 中的条件

$$f(x)=Df(o)\cdot x=0(\|x\|)$$

更强一些。

练　习

16. 证明微分方程组（A16），满足条件（A17）。

我们引述的最后一个定理是有关鞍点的。

定理 *A*4　考虑微分方程：

$$\dot{x} = f(x)$$

设 $f(o)=o$，如果矩阵 $Df(O)=A$ 有两个实根 λ_1 和 λ_2，满足 $\lambda_1<0<\lambda_2$，并且 $f(x)$ 的一阶偏导数存在且在 O 邻域内连续，那么当 $t\uparrow\infty$ 时，$\dot{x}=f(x)$ 各有一轨线分别沿 V_1 方向和 $-V_1$ 方向趋于 O；当 $t\downarrow-\infty$ 时，$\dot{x}=f(x)$ 各有一轨线分别沿 V_2 方向和 $-V_2$ 方向趋于 O，而其它轨线无论是在 $t\uparrow\infty$ 还是在 $t\downarrow-\infty$ 时，最终都远离于 O. 换言之，在上述条件下，非线性方程和它的线性化方程的鞍点是相同的，并且分界线方向可由线性化方程所确定。

注 4　对于上面的所有定理和讨论，我们都假定了 O 是方程 $\dot{x}=f(x)$ 的奇点。如果 ζ 是 $\dot{x}=f(x)$ 的一个奇点，即 $f(\zeta)=o$，令 $x=y+\zeta$ 可有：

$$\dot{y} = f(\zeta + y) = g(y)$$

由于 $g(o)=f(\zeta)$，$Dg(o)=Df(\zeta)$，故有关 $\dot{x}=f(x)$ 在奇点 ζ 的线性化就不是考虑 $Df(O)$ 和 $f(x)-Df(o)\cdot x$，而是考虑 $Df(\zeta)$ 和 $f(x)-Df(\zeta)\cdot(x-\zeta)$ 了。除了这一点不同外，前面提到的所有定理对于奇点为 ζ 的情况也是正确的。

注 5　请读者复习前面所提到的定理，并作时间逆转变换 $t=-T$，这种变换改变了特征值的符号，看看这种变换对结论有什么影响。

例　微分方程组：

$$\begin{cases}\dot{x}_1 = x_1(\varepsilon_1 - \alpha_1 x_1 - \beta_1 x_2) & 0<\varepsilon_2\beta_1<\varepsilon_1\beta_2\\ \dot{x}_2 = x_2(\varepsilon_2 + \alpha_2 x_1 - \beta x_2) & 0<\alpha_i;\quad 0<\beta_i\end{cases}$$

的奇点为 $(0,0)$，$(0,\varepsilon_2/\beta_2)$，$(\varepsilon_1/\alpha_1,0)$ 和 (ζ_1,ζ_2)，由：

$$\begin{cases}\varepsilon_1 - \alpha_1\zeta_1 - \beta_1\zeta_2 = 0\\ \varepsilon_2 - \alpha_2\zeta_1 - \beta_2\zeta_2 = 0\end{cases}$$

可推出 $\zeta_1>0$ 且 $\zeta_2>0$. 对每一个奇点，求矩阵 $Df(\zeta)$，并研究对应

的非线性部分的性质，确定极限方向或分界线。按上面奇点的次序，它们依次是：不稳定奇点、鞍点，鞍点，稳定奇点。

附录 B　参考文献

1.3 节中已经列出了一些与这一章讨论的内容有关的杂志，并且也为读者推荐了一些较新的专著。在这个附录中，我们列出的参考文献中大多数只是为了说明正文中某些结论及观点的出处，除了需要对某些内容作进一步深入地研究之外，它们对读者掌握这一章的内容没有多大影响，指导教师也不需要去查找这些文献。在参考文献的每一条目中，还注明了这一条目在正文中何处被提及。作为正文内容的补充，参考文献中也有少数几本参考书是很值得推荐的，我们在条目中用“essential”或“Very desirable”注明，这些书大多数都是简装本。

[1] J. K. Aggarwal, *Notes on Nonlinear Systems*. New York: Van Nostrand, 1972, 214 pp.; in the paperback series "Notes on System Sciences." One of the titles mentioned at the end of Remark 5 in Section 2.1, it would be very desirable to have one of these around, and the present one is an inexpensive paperback.

[2] W. C. Allee, A. E. Emerson, O. Park, T. Park, and K. P. Schmidt, *Principles of Animal Ecology*. Philadelphia: Saunders, 1949, 837 pp. See Sections 1.1 and 3. If the library on your campus has it, it is worthwhile for you and your students to have a good look at it, but don't have it ordered.

[3] U. d'Ancona, *The Struggle for Existence, A. Charles and R. F. L. Withers, Trs.*, vol. 6 of Bibliotheca Biotheoretica. Leiden: Brill, 1954, 274 pp. Available in hardcover and in paperback. See Sections 1.1, 1.2, 2.1 (Exercise 3), and 4. It is very desirable, in fact almost essential, to have this book available (for the instructor).

[4] A. A. Andronov, E. A. Leontovich, I. I. Gordon, and A. G. Maier, *Qualitative Theory of Second-Order Dynamic Systems*. New York: Wiley, 1973, 524 pp. (Translated from a 1966 Russian edition.) One of the titles mentioned at the end of Remark 5 in Section 2.1, it would be very desirable to have one of these around. The

present one is unusually detailed and exhaustive, but very expensive, and it does not discuss systems of dimension larger than two.

[5] F. J. Ayala, "Competition, Coexistence, and Evolution," in *Essays in Evolution and Genetics in Honor of Th. Dobzhansky*: A Supplement to Evolutionary Biology, M. K. Hecht and W. C. Steere, Eds. New York: Appleton-Century-Crofts, 1970, pp. 121-158. See Section 3. 3.

[6] J. Balogh, Lebensgemeinschaften der Landtiere; *ihre Erforschung unter beson-derer Berücksichtigung der zoozönologischen Arbeitsmethoden; Budapest, Verlag der Ungarischen Akademie der Wissenschaften, and Berlin*, Akademie-Verlag; 1958, 560 pp. See Section 1. 1.

[7] M. S. Bartlett, "*Monte Carlo studies in ecology and epidemiology*", in *Proc. 4th Berkeley Symp. on Mathematical Statistics and Probability*, vol. 4, J. Neyman, Ed. Berkeley, CA: Univ. of California Press, 1961, pp. 39—55. See Section 1. 5.

[8] M. Boudart, *Kinetics of Chemical Processes.* Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall, 1968, 246 pp. See Section 2. 1.

[9] F. Brauer and J. A. Nohel, *The Qualitative Theory of Ordinary Differential Equations; An Introduction.* New York: Benjamin, 1969, 314 pp. One of the titles mentioned at the end of Remark 5 in Section 2. 1, it would be very desirable to have one of these around. THe present one is hardcover but not exceedingly expensive.

[10] E. A. Coddington and N. Levinson, *Theory of Ordinary Differential Equations.* New York: McGraw—Hill, 1955, 429 pp. See Section A. 4, Appendix A, before Theorem Al and before Exercise 15.

[11] W. A. Coppel, "A survey of quadratic systems," *J. Differential Equations*, vol. 2, pp. 293—304, 1966. See Section 4, Exercise 8.

[12] H. Ellenberg, Ed., *Integrated Experimental Ecology; Methods and Results of Ecosystem Research in the German Solling Project.* New York: Springer, 1971, 214 pp. (of which pp. 1—15 carry an introductory survey by H. Ellenberg). See Section 1. 1. The book is vol. 2 of the series, Ecological Studies, Analysis and Synthesis.

[13] T. I. Eman, "() Nekotoryh Matematiceskih Modeliah Biogeocenozov," *Problemy Kibernetiki* (pod red. A. A. Liapunova) vol. 16, pp. 191—202, 1966, Moskva, Izd. Nauka. See Sections 2. 2 and 4, (Exercise 7).

[14] W. Feller, "Die Grundlagen der Volterraschen Theorie des Kampfes ums Dasein in wahrscheinlichkeitstheoretischer Behandlung," *Acta Biotheoretica*, vol. 5, pp. 11-

40. See Section 1.5. A famous paper, often quoted as starting the "stochastization" of deterministic models; not essential for the present purposes.

[15] *Feynman's Lectures in Physics*, vol. I. Reading, MA: Addison-Wesley, 1963, 1965. See Section 1.5, point (7). Sections 8-2, 8-3, and 9-5 of Feynman's book exemplify the classical argument for the derivative as a measure of speed or rate.

[16] S. E. Flanders and M. E. Badgley, "*Prey—predator interactions in self—balanced laboratory populations*," *Hilgardia*, vol. 35, pp. 145—183. See Section 2.2"

[17] G. F. Gause, *The Struggle for Existence*. New York: Dover, 1971, 163 pp. *Very desirable.* This paperback is well worth the price. The book gives a number of graphs representing data. See Sections 1.2, 1.5, 2.2, 3.3.

[18] —, "Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillations in the number of animals," *J. Experimental Biology*, vol. 12, pp. 44-48, 1935. See Sec-tion 1.2. This article has graphs of the same type as [17], but with experimentally controlled reproduction rates.

[19] M. E. Gilpin and F. J. Ayala, "Global models of growth and competition," *proc. Nat. Acad. Sci.* USA, vol. 70, pp. 3590-3593, 1973. See Section 3.2, Exercise 1 and Section 3.3, Remark 1.

[20] M. E. Gilpin and K. E. Justice, "Reinterpretation of the invalidation of the principle of competitive exclusion, *Nature*, vol. 236, pp. 273-301, 1972. See Section 3.3 also Remark 1 therein."

[21] N. S. Goel, S. C. Maitra, and E. W. Montroll, *On the Volterra and Other Nonlinear Models of Interacting Populations*. New York: Academic, 1971, 145 pp. (Reprinted from *Reviews of Modern Physics*, vol. 43, pp. 231-276, 1971.) See Sections 1, 3, 2.1 (Remark 6), and 4. Too advanced; also contains errors.

[22] J. Gomatam, "A new model for interacting populations-I: Two-species systems," *Bulletin of Mathematical Biology*, vol. 36, pp. 347-353, 1974. See Section 2.2, equations (15) and (16).

[23] —, "A new model for interacting populations-II: Principle of competitive exclusion," *Bulletin of Mathematical Biology*, vol. 36, (1974) pp. 355-364, 1974. See Sections 3.2 (Exercise 1) and 3.3.

[24] D. Greenspan, *Arithmetic Applied Mathematics*. Elsmford, NY: Pergamon, 1980, 172 pp. See Section 1.6, Remark 1. Available in hardcover and softcover.

[25] G. Hardin, "The competitive exclusion principle," *Science*, vol. 131, pp. 1292-

1297, 1960. See Section 3.3.

[26] M. P. Haseell, *The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems.* Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 1978, 237 pp. See Section 1.3.

[27] M. W. Hirsch and S. Smale, *Differential Equations, Dynamical Systems, and Linear Algebra.* New York: Academic. 1974, 358 pp. See Section 2.1, Discussion Question 3.

[28] C. S. Holling, "The functional response of invertebrate predators to prey density," *Memoirs Entomological Soc. of Canada*, vol. 48, pp. 1-86, 1966. See Section 2.2 (after Exercise 5). This paper could, together with [69], form a basis of a student project concerming some details of model building.

[29] C. S. Holling and S. Ewing, "Bling man's buff: Exploring the response space generated by realistic ecological simulation models," in *Statistical Ecology*, vol. 2, G. P. Patil etal., Eds. University Park, PA: Pennsylvania State Univ. Press, 1971. pp. 207-233. See Section 2.2, Discussion Question 2.

[30] C. B. Huffaker, "Experimental studies on predation: Dispersion factors and predator-prey oscillations," *Hilgardia*, vol. 27, pp. 343-383, 1958. *Reprinted in Readings in Population and Community Ecology*, W. E. Hazen, Ed. Philadelphia. PA: Saunders, 1964. pp. 164-204. See Sections 1.5 (first paragraph), 2.2 (first paragraph), and 2.3 (Remark 2). Huffaker describes extensive experiments, highlighting certain tensions between reality and certain models discussed in our chapter. Hazen's book of readings has more papers of interest; it would be desirable to have this paperback available. Huffaker's paper is also quoted by Leigh [38].

[31] W. Hurewicz, *Lectures on Ordinary Differential Equations.* Cambridge, MA: M. I. T. Press, 1964, 122 pp. (paperback). One of the titles mentioned at the end of Remark 5 in Section 2.1, it would be very desirable to have one of these around, and the present one is an inexpensive paperback (beautiful, but a bit more abstract than Aggarwal).

[32] D. L. Iglehart, "Multivariate competition processes," *Ann. Math. Stat.*, vol. 35, pp. 350-361, 1964; also see D. L. Iglehart, "Reversible competition processes," *Z. f. Wahrscheinlichkeitstheorie und verwandte Gebiete*, vol. 2, pp. 314-331, 1964. See Section 1.5 (second paragraph). The work on competition processes is not really in the stage of biological applicability yet.

[33] G. J. Jacobs, Ed., *Proceedings of a Conference on Theoretical Biology* (conference

organized by the Amer. Inst. of Biol. Sci. under the sponsorship of NASA, Princeton, NJ, November 1963). Scientific and Technical Information Division of NASA (Number NASA SP-104), 1966, 188 pp. See end of Section 2.1.

[34] S. Kakutani and L. Markus, "On the non-linear difference-differential equation $y'(t)=[A-By(t-\tau)]y(t)$," *in Contributions to the Theory of Nonlinear Oscillations*, vol. 4, S. Lefschetz, Ed. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 1958. (This is *Ann. of Math. Studies*, vol. 41.) See Section 1.5, Discussion Question 5.

[35] E. H. Kerner, *Gibbs Ensemble: Biological Ensemble; the Application of Statis-tical Mechanics to Ecological, Neural, and Biological Networks*. New York: Gordon and Breach, 1972, 167 pp. See Section 2.1, Remark 6. This book consists of four reprinted articles with a lengthy (66 pp.) and far from flawless in troduc-tion; the book will be too advanced for most of our readers.

[36] A. N. Kolmogorov, "Kacestvennoe izucenie matematiceskih modelei dinamiki populiacii" (Qualitative investigation of mathematical models of population dynamics), *Problemy Kibernetiki*, vol. 25, pp. 101-106, 1972. See Section 2.2, after Exercise 2. All that is needed for the questions on those pages is spelled out, so the original reference is not needed for teaching this material.

[37] L. Lapidus and J. H. Seinfeld, *Numerical Solution of Ordinary Differential Equations*. New York: Academic, 1971, 299 pp. See Section 1.6, Exercise 3 (f).

[38] E. G. Leigh, Jr., "The ecological role of Volterra's equations," *in Lectures on Mathematics in the Life Sciences*, vol. 1, *Proc. Symp. on Mathematical Biology-December* 1966. Providence, RI: American Mathematical Society, 1968, 117 pp. See Section 1.4, last paragraph. The tables on pages 58-60 of that paper are of interest. However, upon comparing the numbers in these tables with the graphs from which E. G. Leigh took them, it becomes apparent that the accuracy of the process was low. So the reader would do better to look at these graphs and obtain these numbers, if he wants them. The graphs are to be found in Huffaker [30, figure 18], and in MacLulich [48, figures 16 and 17, pp. 109 and 110].

[39] —, *Adaptation and Diversity; Natural History and the Mathematics of Evolution*, San Francisco, CA: Freeman, Cooper and Company, 1971, 288 pp. See Section 2.3, Remark 2. Its Figure 7-5, is the same as [60, fig. 1]. What the figure does should rather be done by the students themselves: take a graph from Huffaker [30] and from these data construct the size of the horizontal and the vertical arrows and

their resultants. Thus one obtains a phase portrait.

[40] P. H. Leslie, "A stochastic model for studying the properties of certain biological systems by numerical methods," *Biometrika*, vol. 45, pp. 16-31, 1958. See Sections 1.6 (Discussion Question 1) and 2. 2 (paragraph preceding Exercise 4 and in Discussion Question 5). See remark re Leslie and Gower [42].

[41] —, "A stochastic model for two competing species of Tribolium and its appli-cation to some experimental data, *Biometrika*, vol. 49, pp. 1-25, 1962. See Section 1.5, second paragraph. See remark re Leslie and Gower [42]."

[42] P. H. Leslie and J. C. Gower, "The properties of a stochastic model for the predator-prey type of interaction between two species," *Biometrika*, vol. 47, pp. 219-234, 1960. See Section 1.5, second paragraph. The above two papers by Leslie and the present one are typical for a number of publications in that time from the Bureau of Animal Population in Oxford.

[43] T. Y. Li and J. A. Yorke, "Period three implies chaos," *Amer. Math. Monthly*, vol. 82, pp. 985-992. 1975. See Section 1.6, end of first paragraph.

[44] A. J. Lotka, "Studies on the mode of growth of material aggregates," *American J. Science*, 4th ser., vol. 24 (whole number 174), pp. 199-216, 1907, with an addendum on 375-376. See Section 1.2 (second paragraph).

[45] —, *Elements of Physical Biology*, Baltimore, MD: Williams and Wilkins, 1925. Reprinted as *Elements of Mathematical Biology*. New York: Dover, 1956, 465 pp. See Sections 1.2 (second paragraph), and 2. 1 (first paragraph). Somewhat desirable, available as an inexpensive paperback.

[46] R. H. MacArthur and J. H. Connell. *The Biology of Populations*, New York: Wiley, 1966, 200 pp. See Section 2.2, first paragraph. Of this book, chapter 6 is closest to our present concerns.

[47] R. H. MacArthur. *Geographical Ecology; Patterns in the Distribution of Species*, New York: Harper and Row, 1972, 269 pp. See Section 1.3.

[48] D. A. MacLulich, *Fluctuations in the Numbers of the Varying Hare (Lepus americanus)*, Biological Series, University of Toronto Studies, no. 43. Toronto, ON, Canada: Univ. of Toronto Press, 1973, 136 pp. See remarks regarding Leigh [38].

[49] M. Mamdani, *The Myth of Population Control; Family, Caste, and Class in an Indian Village*, New York: Monthly Review Press, 1972, 173 pp. See Appendix

C, remarks made regarding Discussion Question 1 in Section 1.5. This book gives a detailed discussion of the cultural and economic barriers against birth control in a typical Indian village.

[50] R. M. May, *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 1973, 235 pp. See Sections 1.3, 2.2 (paragraph preceding Discussion Question 6), and 3.1. Section 1.3 gives a short description of the book. It is very desirable for the instructor to have it around.

[51] —, "On the relationships among various types of population models," *The American Naturalist*, vol. 107, pp. 46-57, 1973. See Section 1.6 (end of first paragraph).

[52] J. M. Smith, *Mathematical Ideas in Biology*, New York: Cambridge Univ. Press, 1968, 152 pp. See Section 1.3, where a short characterization is given.

[53] —, *Models in Ecology*, New York: Cambridge Univ. Press, 1974, 146 pp. See Section 1.3, where a short characterization is given.

[54] D. B. Mertz, "The Tribolium model and the mathematics of populations growth," *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 3, pp. 51-78, 1972. See Seetions 1.3, 1.5 (end of second paragraph), and 3.2 (Remark 1). If this volume is in the campus library, it is quite worthwhile to take a good look at this article.

[55] J. Neyman. T. Park, and E. L. Scott, "Struggle for existence; the Tribolium model: Biological and statistical aspects," in *Proc, 3rd Berkeley Symp. on Mathe-matical Statistics and Probability*, vol. 4. *Contributions to Biology and Problems of Health, Berkeley*, CA: Univ. of California Press. 1956, pp. 41-79. See Sections 1.5 (end of second paragraph) and 3.2 (Remark 1). Emphasis is on how the stochastic model is different form the deterministic model, and how it is similar to it.

[56] R. Pearl and L. J. Reed. "On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation," *Proc. of the National Academy of Sciences*, vol. 6, pp. 275-288, 1920. See Section 1.5, Discussion Question 4.

[57] I. A. Poletaev, "O mathmaticeskih modeliah elementarnyh processov v biogeo-cenozah," *Problemy Kibernetiki* (pod red. A. A. Liapunova), vol. 16, str. 171-190, 1966, Izd. Nauka, Moskva. See Sections 2.2 (paragraph after Discussion Question 5) and 4 (Exercise 7).

[58] *Problemy Kibernetiki*, an ongoing serial publication, A. A. Liapunov, Ed., published in Moscow by Nauka, on any subject related to cybernetical problems. Volume

25 (1972), is especially heavy on population dynamics. It may be available in translation. See Section 2. 2, paragraph preceding Discussion Question 6.

[59] G. E. Reuter, "Competition processes," in Proc. *4th Berkeley Symp. on Mathematical Statistics and Probability*, vol. 2, *Probability Theory*. Berkeley, CA: Univ. of California Press, 1961, pp. 421-430. See Section 1.5, second paragraph. The work on competition processes is not really in the stage of biological applicability yet.

[60] M. L. Rosenzweig, "Why the prey curve has a hump," *The American Naturalist*, vol. 103, pp. 81—87, 1969. See Section 2.3, Remark 2.

[61] T. Royama, "A comparative study of models for predation and parasitism," *Researches on Population Ecology*, supplement 1, September 1971. Kyoto, Japan: Society of Population Ecology, c/o Entomological Laboratory, Kyoto Univer- sity, 91 pp. See Section 2. 2, paragraph preceding Discussion Question 6. Theoret-ically oriented, this would be useful for a far more detailed course.

[62] F. M. Stewart and B. R. Levin, "Partitioning of resources and the outcome of interspecific competition: A model and some general considerations," *The American Naturalist*, vol. 107, pp. 171-198, 1973. See Section 3.3, second paragraph.

[63] A. Tansley, "The use and abuse of vegetational concepts and terms," *Ecology*, vol. 16, pp. 284-307, 1935. See Section 1.1.

[64] C. P. Tsokos and S. W. Hinkley, "A stochastic bivariate ecology model for competing species," *Mathematical Biosciences*, vol. 16, pp. 191-208, 1973. See Section 1.5, second paragraph.

[65] M. B. Usher and M. H. Williamson, eds., *Ecological Stability*, London: Chapman and Hall; New York: Wiley, 1974, 196 pp. See Section 1.3.

[66] H. R. van der Vaart, "A comparative investigation of certain difference equations and related differential equations: Implications for model-building," *Bulletin of Mathematical Biology*, vol. 35, pp. 195-211, 1973. See Section 1.6. Essential if Section 1.6 is used for a student project.

[67] V. Volterra, "Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi," Atti della R. Accademia Nazionale dei Lincei, Anno 324; Serie sesta, *Memorie Della Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali*, vol. 2, pp. 31-113, 1927. See Sections 1.2 and 2.1 (Remark 1). This title is almost the same as the title of the article published by the *R. Comitato Talassografico Italiano* (see Section 1.2). There are no observational data in the present title, only

mathematical theory.

[68] —, *Theory of Functionals and of Integral and Integro—Differential Equations*, Blackie and Sons, 1929. (New York: Dover, 1959, [39] +xiv+226 pp.) See Section 1.2, first paragraph. The separately numbered pages, [5] - [39], contain a good biography, written by E. Whittaker. See especially pp. [19] - [25], [32] - [33], and [36] - [39].

[69] K. E. F. Watt, "A mathematical model for the effect of densities of attacked and attacking species on the number attacked," *The Canadian Entomologist*, vol. 91, pp. 129-144, 1959. See Section 2.2, paragraph preceding Discussion Question 6. See remark regarding [28].

[70] —, *Ecology and Resource Management: A Qualitative Approach*. New York: McGraw-Hill. 1968, 450 pp. See Section 2.2, paragraph preceding Discussion Question 6.

[71] M. Williamson, "The Analysis of Biological Populations," London: Amold: and New York: Crane and Russak, 1972, 180 pp. See Section 1.3, where a short characterization is given.

附录C 提示及答案

这一章中的一些练习，特别是讨论题，对读者可能有些困难，希望下面的提示及答案能有助于读者解决这些困难，特别地，这些提示对初学者是十分有帮助的。

1.5节

讨论题 1 例如，对于人口问题，在人口密度相对低，医疗条件较落后时期所形成的行为方式，意识观念一定要影响现在人口的增长速度。因此家庭成员的多少，人口增长的速度实际上不是由现在的人口数量所决定的，而是与以前的因素相关的。例如，可参阅 Mamdani 的专著[49]，书中讨论了印度人口控制和家庭规划所遇到的困难。学生或指导教师，特别是那些具有生物背景的读

者可以举出更多的例子。

讨论题 2　答案：不依赖于变量 h 的函数 $\varphi(x, y)$ 和 $\psi(x, y)$.

练习 2　证明这道题可有三种不同的方法：(1) 将 (5d) 代入 (5c) 进行验证；(2) 用 x^2 除方程 (5c) 两边，作变量替换

$$y = \frac{1}{x}$$

便可得到关于 y 的线性方程。(3) 用 $k/x\,(k-x)$ 乘以方程 (5c)，再用部分分式方法可导出：

$$\frac{\dot{x}(\square)}{x(\square)} + \frac{\dot{x}(\square)}{k - x(\square)} = rk.$$

对变量□从 t_0 到 t 积分。方法 (3) 是最微妙的一种解法：

$$\int_{t_0}^{t} \frac{\dot{x}(\square)}{x(\square)} d\square = \log\left|\frac{x(t)}{x_0}\right|.$$

并且还需考虑 $x(t)$ 不取零值以保证 $\frac{x(t)}{x_0}$ 的符号不变从而可化去绝对值的符号。

练习 3　建议学生多作出几条曲线：在 $0<x<k$ 区域中，作出 2～3 条；在 $x>k$ 和 $x<0$ 区域中，作出 1～2 条。

讨论题 3　经验表明，一些读者能迅速地理解这个问题，而一些人对这个问题则很费解。从较为直观的角度来说，讨论题的论点是每一个四维空间中的点 (t_0, x_0, r, k)，其中 $0<r$，$0<k$，$0<x_0<k$，确定一个形如 (5d) 式的不同的函数这一结论是不正确的。从严格的角度来说，这个问题可作如下解释：证明四维空间 (t_0, x_0, r, k)（其中 $0<r$，$0<k$，$0<x_0<k$）和形如 (15d) 的逻辑曲线的集合之间不存在着一一对应。更确切地说，三维空间 (A, B, C)（其中 $0<A$，$0<B$，$0<C$）和所有逻辑曲线的集合之间存在着一一对应，这一结论可以通过将 (5d) 式变换为

$$x(t) = \frac{A}{1 + Be^{-\alpha}}$$

而得到。应该指出，x_0 和 t_0 单独取什么值是无关紧要的，重要的是

$$\frac{k-x_0}{x_0}e^{+rt_0}$$

的值。

讨论题 4 关于讨论题最后的问题，Verhulst 说，他的农业论证确实导出了 $f(x)$ 的给定形式的表达式，但实际上不完全相同。根据 Verhulst 假设，开始时，即对 $x\leqslant b$ 的情况，x 是按指数增长的，直到某一时刻 t_b 有 $x(t_b)=b$；对于 $x>b$ 的情况，其模型为：

$$\frac{\dot{x}}{x}=[r-m(x-b)]=r+mb-mx$$

$$=m(k-x).$$

这里 $mk=r+mb$，$x(t_b)=b$. 因此 Verhulst 问题的答案曲线包括了两个部分，每一部各有一个不同的表达式。

讨论题 5 提出这个人口模型的理由是：在人口问题中，象家庭成员的多少这样的问题都是由传统的意识观念所决定的（参阅 1.5 节的讨论题 1），比如说，这种超前影响是 $\tau\sim100$ 年，那么方程中的因式 $k-x$ 应取时刻 t 之前 100 年的值，在这里 $k-x$ 应该是一个能反映有关家庭成员多少这一观念的因式，并且这一观念应该是在 τ 年前人口数量的影响下而形成的。另一方面，现在家庭成员的数量和现在人口的数量应该是成正比的，或者至少地，应该是与上面假定的超前影响期更短一点之前的人口数量成正比的。KaKutani 和 Markus 在文章 [34] 中也根据同样的论证提出了这个模型。家庭之大小与其说是依赖于传统，不如说是依赖于父母在孩提时期的经验和感觉，而大量的人们之孩提时代只是一个相对来说较短的年代。因此对于这样一个人口问题，一个更为合理的模型当然应该是：

$$\dot{x}(t)=\frac{r}{k}x(t-\tau)[k-x(t-\tau)].$$

这里取 $\tau=20$ 年或 25 年。对于方程：

$$\dot{x}(t)=\frac{r}{k}x(t)[k-x(t-\tau)] \qquad (a)$$

和方程：

$$\dot{x}(t)=\frac{r}{k}x(t-\tau)[k-x(t-\tau)] \qquad (b)$$

解曲线的确定，如果只给定 $x(t_0)$，那么由 (a) 或 (b) 还不能确定 $\dot{x}(t_0)$ 的值，所以要求出 $\dot{x}(t_0)$ 还必须知道在 $[t_0-\tau, \tau]$ 中 $x(t)$ 的值。假定在 $[t_0-\tau, t_0]$ 中，$x(t)$ 为 t 的单调增函数，那么对相同的 r 和 k，(a) 的解曲线要比逻辑方程的解曲线陡一些。若在 $[t_0-\tau, t_0]$ 中，$x(t)$ 和逻辑方程的解相同，那么对相同的 r 和 k，(b) 的解曲线可由逻辑方程的解曲线向上平移 $x(t_0)-x(t_0-\tau)$ 而得到。最后再来看看方程 (a)，设 $x(t')=k$，则有 $x(t'-\tau)<k$，且 $\dot{x}(t')>0$，因而在时刻 t' 之后，人口数量仍然在增加，并且直到时刻 $t'+\tau$ 才有 $\dot{x}=0$. 在此后的一小段时间内有 $\dot{x}(t)<0$，这时 x 下降，重复这个过程，便可得到象 KaKutani 和 Markus 的文章 [34] 中所指出的 $x(t)$ 在 k 周围上下的摆动，这种现象似乎是合理的。对方程 (b) 可进行同样的讨论。

2.1 节

练习 1 只需取 β_1 和 β_2 使 $p\beta_2=q\beta_1$ 即可。

练习 2 参阅附录 A 中的 $A.1$ 和 $A.2$.

练习 4 问题是要证明不存在变换 $x=\beta_1 x_1$，$y=\beta_2 x_2$，使矩阵

$$\begin{bmatrix} \delta & -p \\ +q & \zeta \end{bmatrix}$$

变为反对称矩阵。注意到反对称矩阵的对角线元素为 0，因此若变换 $x=\beta_1 x_1$，$y=\beta_2 x_2$ 使矩阵

$$\begin{bmatrix} \delta & -p \\ q & \zeta \end{bmatrix}$$

变为反对称矩阵，则必有$-\delta\beta_1=0$，$-\zeta\beta_2=0$，由于$\delta>0$，$\zeta>0$，故有$\beta_1=0$且$\beta_2=0$，也就是说这种变换是不存在的。

练习5 参阅附录A中的$A.1$和$A.2$.

练习6 参阅附录A中的$A.4$，特别是$A.4$中最后的例子。由线性化方法不会产生与上题结果相矛盾的结论，相反地，它使由等向线——方向场方法得到的某些结论更为明确。

讨论题1 在(10)中因为非零项太多，我们不能消去不希望存在的那些项，从而不能达到分离变量的目的。

讨论题2 由(10)式知，比率δ/r_1表示系统中每一只被捕食动物的存在对被捕食动物的生存环境造成了多大的不利因素，而q/r_2则表示每只被捕食动物对捕食动物的生存环境提供了多大的有利因素。模型(10)表明，捕食动物和被捕食动物能共同生存，当且仅当：每只被捕食动物的存在对于被捕食动物造成的不利因素δ/r_1小于它为捕食动物提供的有利因素q/r_2；相反的情况，如果$\delta/r_1>q/r_2$，则系统中被捕食动物对捕食动物提供的有利因素不足以维持捕食动物不趋于灭亡。这种解释似乎使生物学家感到满意。不过生物学家还可能提出这样的问题：对于两类动物共同生存的情况，为什么不是系数ρ起影响呢？在某种程度上，ζ确是不起影响，它只起到确定平衡点处捕食动物数量的作用。不是我不知道这个问题的现成答案，两类动物共同生存的情况下，对于捕食动物来说，方程中的拥挤项影响不大，而对于被捕食动物来说则相当重要，这种现象确是有点奇怪。生物学家可能提出的另一个问题是：为什么要考虑q相对于r_2的比率呢？这是因为r_2描述了捕食动物需要多少的量才致于灭亡。

讨论题3 所有满足$\dot{x}=0$的点的轨迹应该是通过奇点的水平线，所有满足$\dot{y}=0$的点的轨迹应该是……？(见方程(7)；在图中两者都不是这种情况。)

2.2 节

练习 1　任何与这垂直等向线相交的轨线，交点便是轨线所能达到的最左端的点，此后，被捕食动物的数量便不再减少。因此，如果垂直等向线与 Y 轴的距离足够远，那么被捕食动物便不会绝迹。

练习 2　与练习 1 类似，被捕食动物不会趋于 $+\infty$.

练习 3　明显地，使（10）不同于（12）的项是 $y\cdot(\cdots-\zeta y)$. 它与 Kolmogorov“捕食动物的行为是彼此独立的”这一假设矛盾（参阅这个练习后半部分的假设 1）。

讨论题 1　如果 $k_2(x)=0$ 有根 ζ，那么水平等向线就是 x 轴（$y=0$）和垂直线 $x=\zeta$. 我们还知道，所有奇点必定落在水平等向线上。在所有 Kolmogorov 的相图中，不属于坐标轴的奇点只有一个，因此坐标轴外的轨线上有水平切向的点必定落在过该奇点的竖直线上，Kolmogorov 的相图中大多数都没有这个性质。

讨论题 2　y 轴是垂直等向线当且仅当 $L(0)=0$.

讨论题 3　$k_1(x)$ 是系统中没有捕食动物时被捕食动物的相对增长率，$k_1(x)$ 是单调减函数的假设表示了即使没有捕食动物，被捕食动物也不会无限制增长的事实，因而这个假设是合理的（可能对 x 非常小时例外），至于当 x 非常大时，$k_1(x)$ 是否应取负值，这是另外的事情。关于 $k_2(x)$ 和 $L(x)$ 的假设，除了 $L(0)>0$ 的情况外，与我们在前面的讨论是一致的；对于 $L(0)>0$ 的情况，这一不等式意味着只要有捕食动物存在，即使是在被捕食动物的数量为零的情况下，被捕食动物的数量仍要下降，这一点是很不合理的（不存在人口小于零的情况）。这一问题可参阅 2.2 节讨论题 3 的最后一段。下面再来考虑图 4.5 与垂直等向线是否一致的问题。方程的垂直等向线为：

$$y=\frac{k_1(x)}{L(x)}\cdot x$$

由 $k_1(x)$ 的定义有，函数 $k_1(x)$ 对于比 $k_1(x)=0$ 的根 x_0 小的所有 x 都有 $k_1(x)>0$，因此对于 $x<x_0$，存在 $y=\frac{k_1(x)}{L(x)}\cdot x$，使过点 (x, y) 的轨线在 (x, y) 有垂直切线。可以看出，图 4.5 中有几个相图都没有这个性质（因而是错误的）。对于这些相图还有其它的几个错误，例如，图 4.5 中的第二个相图中奇点的位置是不合理的：奇点 $(A, 0)$ 必在垂直等向线上，因此有：$k_1(A)\cdot A-L(A)\cdot 0=k_1(A)\cdot A=0$，故有 $k_1(A)=0$，从而对一切 $x>A$，必有 $k_1(x)<0$；另一方面，奇点 (B, C) 也应在垂直等向线上，故有 $k_1(B)\cdot B-L(B)\cdot C=0$. 由于 $B>A$，$C>0$，所以 $k_1(B)<0$，从而 $k_1(B)\cdot B-L(B)\cdot C<0$（矛盾!）。这种论证给出了一种检验相图是否合理的方法，我们把其它的问题留给读者自己去讨论。读者应注意到其中一些问题的讨论需要使用附录 A 中 $A.4$ 节所介绍的线性化方法。

练习 4　方程在 y 轴上没有定义。因此虽然原点附近的轨线分布看起来似乎原点是一个鞍点，但是我们也不能把鞍点的判断准则应用于原点。（也即原点不是奇点）设 $\boldsymbol{p}=(p_1, p_2)$ 是第一象限内的一个奇点（证明这个奇点存在!），那么可证明：

$$Df(\boldsymbol{p})=\begin{bmatrix} -a_1p_1 & -b_1p_1 \\ a_2p_2^2p_1^{-2} & -a_2p_2p_1^{-1} \end{bmatrix}$$

因此可有：矩阵 $Df(\boldsymbol{p})$ 的两个特征值的积大于零，两个特征值的和小于零，从而特征值有小于零的实部（请证明!），所以奇点 $\boldsymbol{p}$ 是一个稳定节点或者是一个稳定焦点，由此可知，这个模型也不是完全不同于（10）的。

2.3 节

练习 1　四个答案分别是零，零，大于零，小于零。

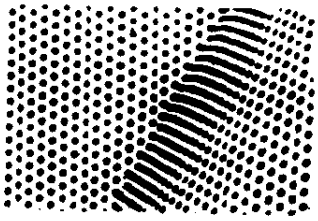
练习 2 至少有一个鞍点和一个稳定或不稳定焦点。

讨论题 1 对垂直等向线上任一点 (x, y) 有：$\psi(x, y) \neq 0$（除非 (x, y) 也在水平等向线上），也即 $\psi(x, y) > 0$ 或 $\psi(x, y) < 0$. 由于 $\psi(x, y)$ 的连续性，所以对充分靠近 (x, y) 的点 (x', y') 有 $\psi(x', y')$ 与 $\psi(x, y)$ 同号，这里“充分靠近”的意思是 (x', y') 和 (x, y) 在水平等向线的同一侧。若 $\psi(x', y') > 0$，则 $\dot{y} > 0$ 且垂直箭号的方向朝上；若 $\psi(x', y') < 0$，则 $\dot{y} < 0$ 且垂直箭号的方向朝下。对于水平箭号可进行同样的讨论。根据上面的分析，读者便可以解释图 4.9 中箭号的意思了。

讨论题 2 图 4.9 中左边的两种可能情况似乎允许两种动物的数量无限制地增长，这一点是不符合生物实际的，即使是昆虫的繁殖，也不可能是无限制地增长的。

3.2 节

练习 1 方法是使两条等向线（水平等向线和垂直等向线）的图象为凸的，即水平等向线和垂直等向线的方程中，y 可表为 x 的凸函数，或者 x 可表为 y 的凸函数。



第Ⅱ部分

生物医学：流行病学、遗传学和生物工程

第5章

疟疾：疟原虫的虫口动力学模型

Helen Marcus—Roberts*，Fred S. Roberts**

1. 引　　言

疟疾是一种严重威胁人类生存的热带疾病，在非洲、中东和亚洲的一些地方，这种疾病仍然是影响人们健康的一个重要问题。在这一章中，根据疟疾在被传染的人体或哺乳动物体内各个不同的发展阶段的情况，提出了一系列的数学模型来描述这种疾病的传染过程。

我们从一个非常简单的模型入手，通过实验数据和预测结果的比较，逐步深入假设并修改模型。在提出了第四个模型之后，我们将看到在建立模型的时候有必要考虑不确定的因素，因而在前四个模型的基础上，考虑了随机因素，提出了另外四个数学模型。

应该指出，即使是这些模型中最复杂的一个也是不可能真实地描述这种疾病的传染过程的，但是这些模型将使读者知道应该

* Department of Mathemtics and Computer Science. Montclair State College, Upper Montcair, NJ07043.

** Deparment of Mathematics. Rutgers University, New Brunswick, NJ08903.

增加什么复杂的假设才能得到符合实际的模型。

在下一节，作为建模讨论的背景知识，我们将简要地介绍一下疟疾病的传染过程。

2. 疟　　疾

疟疾这种疾病是由蚊子传播的，带有疟原虫的蚊子叮了人或者动物，人或动物便染上了这种疾病。疟原虫首先进入肝脏细胞，然后便迅速繁殖，当到达一定数量时，肝脏细胞便胀裂，疟原虫随之进入了血液，并且每一个疟原虫寄生于一个红细胞中，寄生在红细胞中的疟原虫将继续在红细胞中繁殖，使红细胞胀裂，继之又将更多的疟原虫释放入血液之中，并在新的红细胞中繁殖。这种红细胞胀裂并释放出疟原虫的过程是周期性的，根据不同种类的疟原虫，每一周期的时间大约需要48～72小时。红细胞的胀裂使人体产生了过敏反应，这种过敏反应导致了突发性的发热、发冷的病状。

3. 第一个模型

由于红细胞胀裂并将疟原虫释放入血液这个过程是周期性往复的，因而可以用一代一代繁衍的观点来考虑其繁衍规律，我们把最初进入红细胞的疟原虫称为第0代，第0代疟原虫释放出来的并且进入新的红细胞的疟原虫称为第1代，第1代又产生了第2代，依此类推。

设 z_n 表示第 n 代疟原虫所寄生的红细胞的数量，为了简单起见，我们假定每一个被疟原虫寄生的红细胞都释放出 k 个新的疟原虫。当然 k 的大小是由疟原虫的种类所决定的，但是不管是什么种类都有 $k>1$.

这个简单的模型能作出什么预测呢？如果第 n 代被寄生的红细胞的数量为 z_n，并且每一个红细胞释放出来的 k 个新的疟原虫都进入新的红细胞，那么第 $(n+1)$ 代便有 kz_n 个红细胞被疟原虫所寄生，从而有：

$$z_{n+1} = kz_n$$

由此可有：

$$z_n = k^n z_0$$

表 1　每隔 48 小时取出的 10^6 个样本中被寄生的红细胞的数量*

日期	时间	被寄生的红细胞数量	rk	r（取 $k=10$）
10/24	22：15	5600		
			0.218	0.022
10/26	22：30	1220		
			1.09	0.109
10/28	22：00	1330		
			0.902	0.090
10/30	22：30	1200		
			1.3	0.13
11/1	22：30	1560		
			0.923	0.092
11/3	22：30	1440		
			1.389	0.139
11/5	22：30	2000		
			0.685	0.069
11/7	23：00	1370		
			0.118	0.012
11/9	23：15	161		

* 数据取自 Hawking 的（个人通讯）。

这里 z_0 是从肝脏细胞释放出来的疟原虫的数量。因为 $k>1$，所以由这个模型便可预测到，被寄生的红细胞的数量是按指数规律增长的（可将 $z_n=z_0k^n$ 的图像与 $y=ak^x$ 的图像进行对比）。但实际上疟原虫是不是按这个规律繁殖的呢？表 1 中的第二列是在一次典型的疟原虫传染过程中，每隔 48 小时从血液中取出的 10^6 个红细胞中被疟原虫寄生的红细胞的数量（这些数据取自 Hawking（个人通讯））。图 5.1 在直角坐标系中描出了这些点。由图 5.1 可以看出，z_n 不是持续增长的，其发展过程是上升、下降、上升、下

降……这样交替变化的。下面我们来修改这个模型。(图 5.2 表明了更详细的观测数据。)

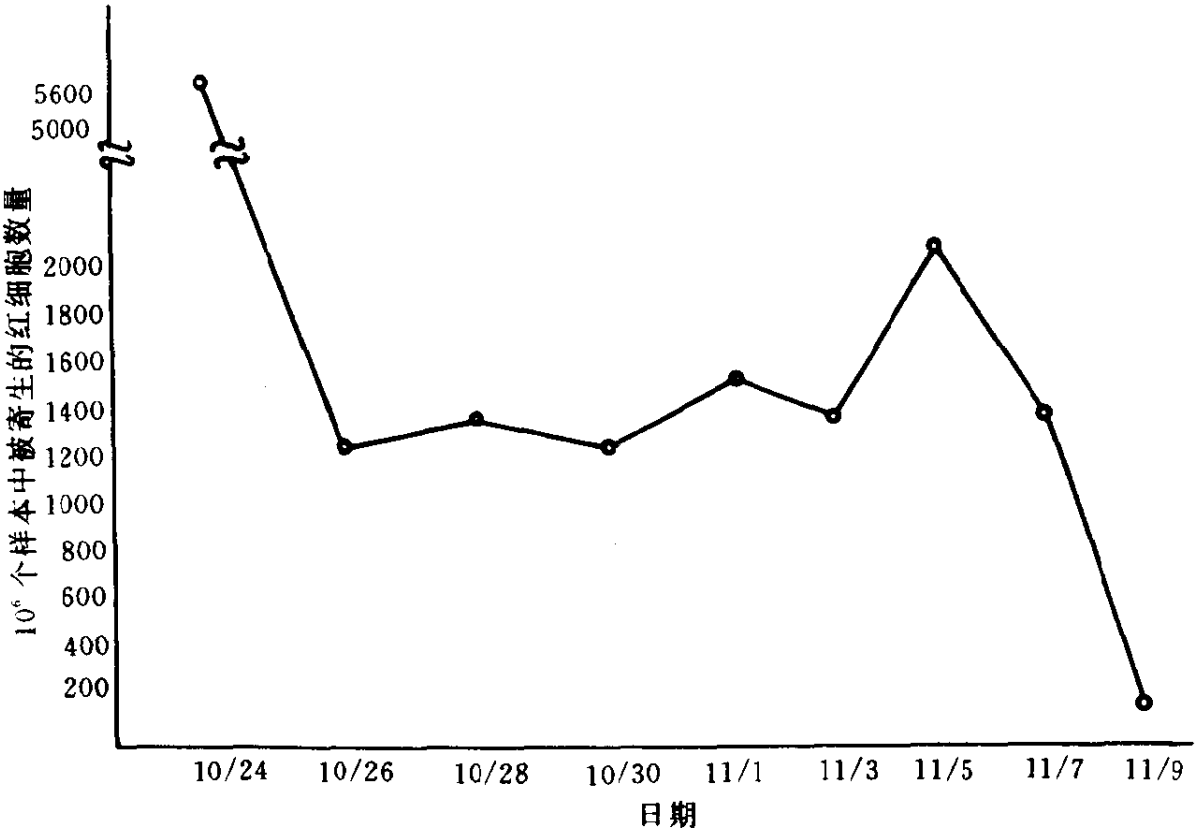
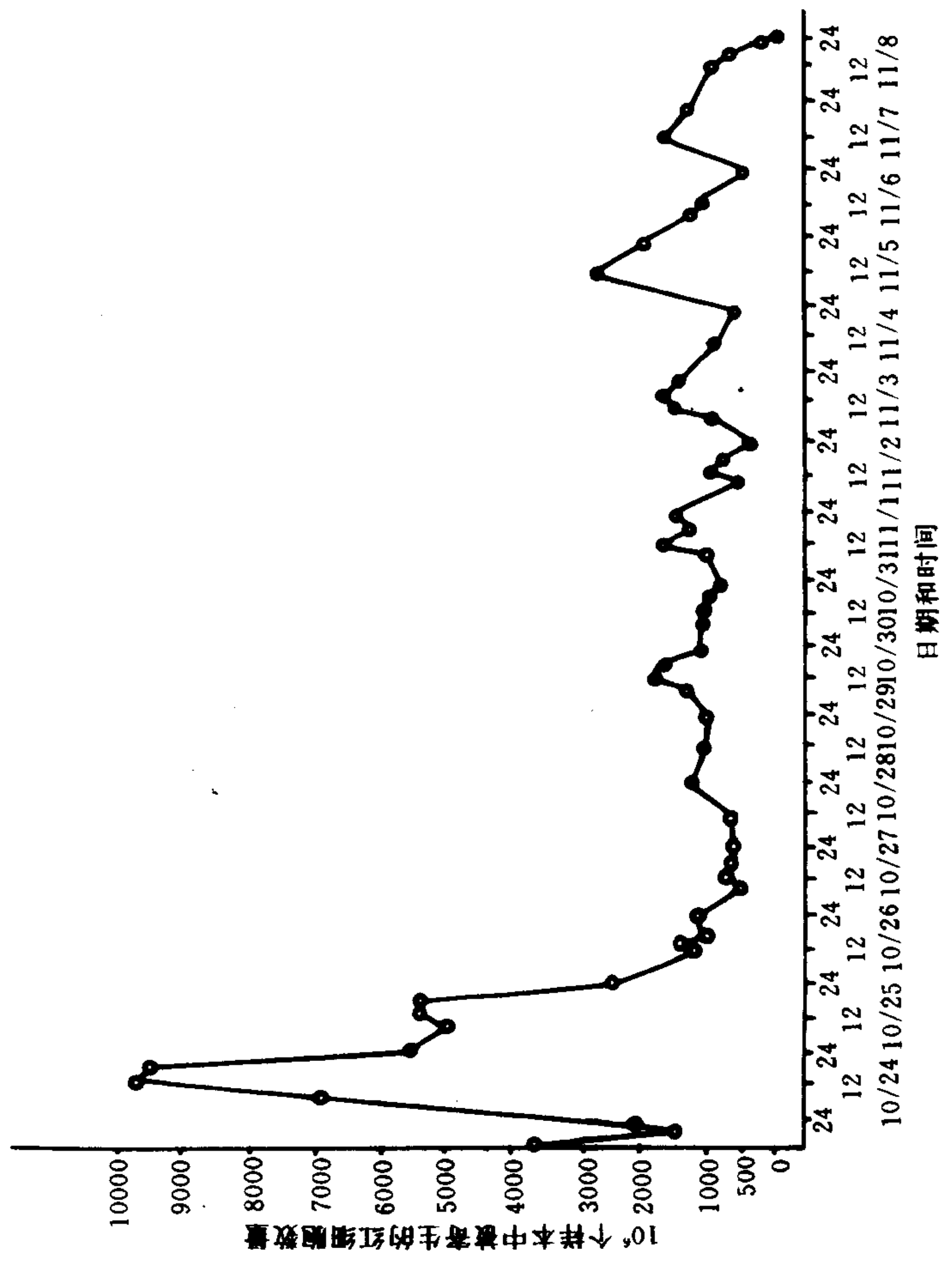


图 5.1

4. 第二个模型：考虑生存率的情况

在第一个模型中，我们假定由红细胞释放出来的疟原虫都在血液中生存下来，这从生物学的角度来考虑是不太合理的。因而我们在建立数学模型的时候必须考虑生存率的问题，为了简单起见，设生存率是不变的，记为 r，即从红细胞中释放出来的疟原虫以 r 的比率生存下来并进入新的红细胞。在建模中引进生存率可



10⁶ 个样本中被寄生的红细胞数量
10000
9000
8000
7000
6000
5000
4000
3000
2000
1000
500
0
日期和时间
10/24 10/25 10/26 10/27 10/28 10/29 10/30 10/31 11/1 11/2 11/3 11/4 11/5 11/6 11/7 11/8
24 12 24 12 24 12 24 12 24 12 24 12 24 12 24 12 24 12 24 12 24 12 24 12 24 12 24 12 24 12 24

图 5.2

以得到什么结果呢？由于最初被寄生的红细胞的数量为 z_0，由 z_0 个红细胞可产生 kz_0 个新的疟原虫，又因为生存率为 r，故第一代被寄生的红细胞的数量为：

$$z_1 = r(kz_0) = (rk)z_0$$

同样道理，可有：

$$z_{n+1} = (rk)z_n$$

由此可得：

$$z_n = (rk)^n z_0$$

表 2　在破裂的红细胞周围疟原虫的数量*

注射疫苗后的天数	平均值	标准差
3	17.4	0.2
5	8.9	0.2
7	11.8	0.2
9	10.7	0.3
11	11.2	0.3
13	10.7	0.2
15	11.3	0.2
17	12.1	0.3

* 数据取自 Taliaferro 和 Taliaferro 的文章 [5]。

由这个模型可知：当 $rk>1$ 时，第 n 代疟原虫的数量将以指数规律增长；当 $rk<1$ 时，则以指数规律减少；当 $rk=1$ 时，则其数量保持不变。但是这几种情况都不能解释图 5.1 所出现的那种波动现象，在下面我们将继续修改这个模型。

5.　看一看观测数据

现在回过头来分析一下 Hawking 的观测数据（表 1 所示），假

设每一个红细胞释放出来的疟原虫的数量为常数 k，并且在第二个模型中所作的假设仍成立，根据第二个模型，如果能估测出 k，那么便能计算出生存率。例如，设 $k=10$，我们来计算 r. 如果 z_n 是第 n 代被寄生的红细胞的数量，那么根据第二个模型，z_{n+1} 应该等于 $(rk)\ z_n$，因而 rk 等于 z_{n+1}/z_n，故

$$r = \frac{z_{n+1}}{kz_n}$$

表 1 中给出了 rk 的值以及 $k=10$ 时 r 的值，由表 1 可知，在 11/7 和 11/9 之间 r 的值为 0.012，在 11/3 和 11/5 之间 r 的值则为 0.139，由此可知，生存率 r 的值在疟原虫的繁殖过程中是变化的。当然这些讨论是基于假设 $k=10$ 进行的，我们假设 k 取值为 10，这是不是合理的呢?

为了回答这个问题，我们再来看一看由 Taliaferro 和 Taliaferro 在文章 [5] 中给出的观察数据，在 [5] 中，他们给出了 k 的估测值。他们给一种恒河猴注射了疟疾疫苗，然后每隔二天取出血液样本并计算在破裂的红细胞周围疟原虫的数量，其结果如表 2 所示，表中第二列是平均值，第三列是标准差。由这些数据可知，k 的值是变化的。因此，在第一和第二个模型中，我们对 k 是不变常数的假设显然是过于简单化了。另外，在此假设之下计算 r 的值显然也是不合理的。

由此看来，我们必须考虑模型中 k 和 r 的值变化的情况。下面我们将逐一加以讨论。

6. 第三个模型：生存率变化的情况

先假定每一个被疟原虫寄生的红细胞所产生的疟原虫的数量 k 是不变的，而进入新的红细胞并生存下来的疟原虫的比率 r 则是变化的，特别地，假定生存率 r 只与代数 n 有关。设 z_0 是最初

被寄生的红细胞的数量，z_{1m}是从第 0 代释放出来的疟原虫的数量，则有：

表 3　取 $z_0=1000$，$k=10$，r_n 顺次取 0.6 和 0.01，由第三个模型计算出来的 z_n 和 z_{nm} 的值

n	z_n	$z_{(n+1)M}$	r_{n+1}
0	1000	10，000	0.6
1	6000	60，000	0.01
2	600	6，000	0.6
3	3600	36，000	0.01
4	360	3，600	0.6
5	2160	21，600	0.01
6	216	2，160	0.6
7	1296	12，960	0.01
8	129.6	1，296	0.6
9	777.6	7，776	0.01
10	77.76	777.6	0.6
11	466.56	4，665.6	0.01
12	46.66	466.6	0.6
13	279.936	2，799.36	0.01
14	27.994		

$$z_{1m}=kz_0$$

假设这些疟原虫的生存率为 r_1，且 r_1 只与代数有关。用 z_1 表示第一代被寄生的红细胞的数量，则有：

$$\begin{aligned} z_1 &= rz_{1m} \\ &= (r_1k)z_0 \end{aligned}$$

同样地，第一代被寄生的红细胞胀裂而释放出 z_{2m} 个疟原虫，对这

z_{2m}个疟原虫，设其生存率为r_2，且r_2只依赖于当时的条件，用z_2表示第二代被寄生的红细胞的数量。

同样地，对于第n代，我们可同样定义z_n、z_{nm}和r_n，由此可有

$$z_{(n+1)M} = kz_n \tag{1}$$

和：

$$z_{n+1} = r_{n+1}z_{(n+1)M} \tag{2}$$

由（1）和（2）可得：

$$z_{n+1} = (r_{n+1}k)z_n \tag{3}$$

递推可有：

$$z_n = r_1r_2\cdots r_nk^nz_0 \tag{4}$$

下面给出一个具体的例子。设$z_0=1000$，$k=10$，r_n反复取0.6和0.01两个值，且$r_1=0.6$，那么对于不同的n，我们便可计算出z_n和z_{nm}的值（如表3所示）并作出其图像（如图5.3）. 由图像可以看出，新模型已经反映了波动的现象。

7. 第四个模型：再生数变化的情况

在第三个模型的基础上，再来考虑再生数k依赖于代数n的情况。我们只需修改一下模型中的再生数就可以得到第四个模型了。具体地，（1）式可改为：

$$z_{(n+1)M} = k_nz_n, \tag{5}$$

（2）式不变，（3）式改为：

$$z_{n+1} = (r_{n+1}k_n)z_n \tag{6}$$

实际上，（5）式也是相当简单化的，实验事实告诉我们，即使是在同一代中，寄生于不同的红细胞中的疟原虫的再生率也是不同的。因此，考虑每一个被寄生的红细胞中疟原虫的再生率各各不同的情况，将会是更符合实际的。但是这样一来，如果不应

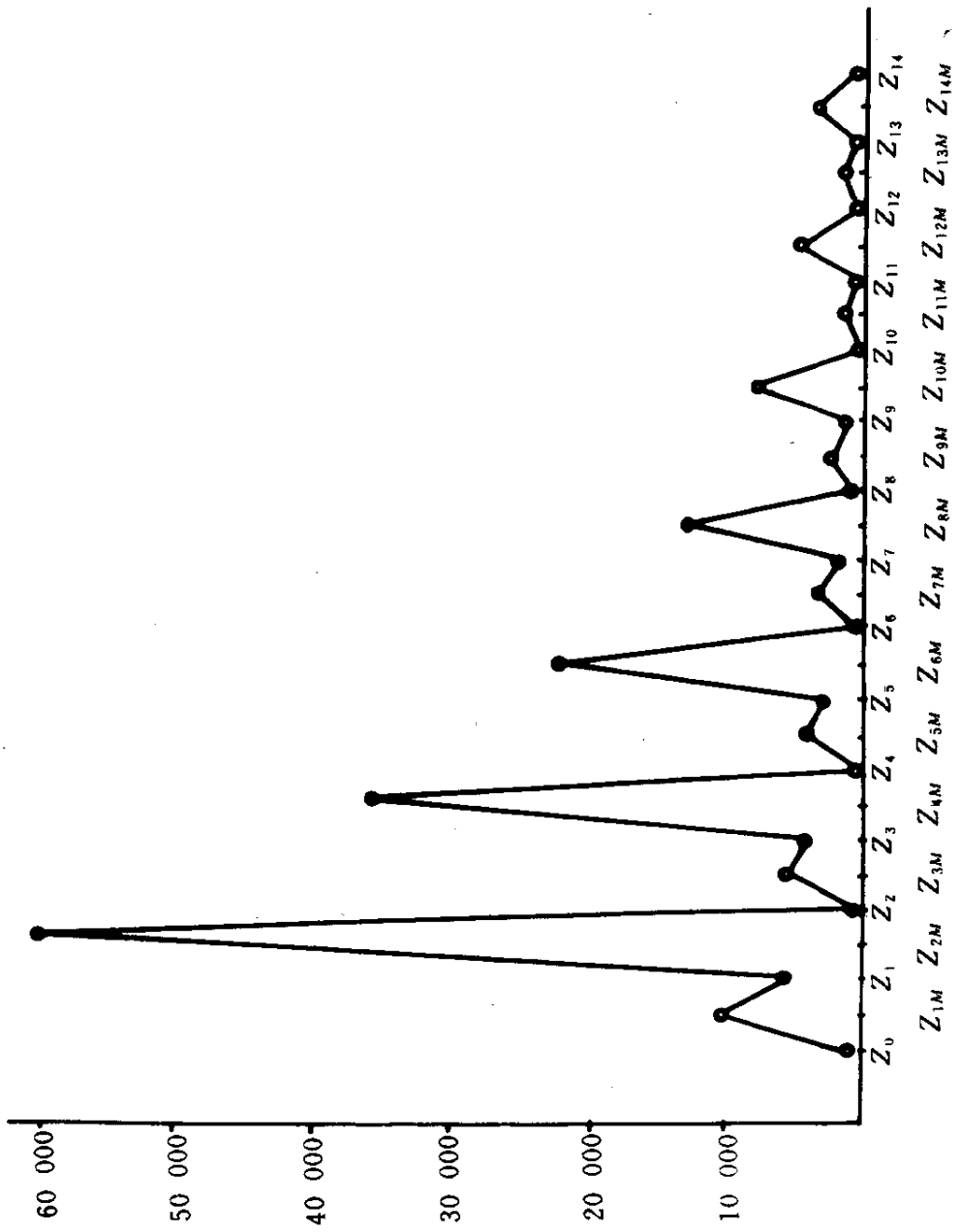

60 000
50 000
40 000
30 000
20 000
10 000
Z_0 Z_1 Z_2 Z_3 Z_4 Z_5 Z_6 Z_7 Z_8 Z_9 Z_{10} Z_{11} Z_{12} Z_{13} Z_{14}
Z_{1M} Z_{2M} Z_{3M} Z_{4M} Z_{5M} Z_{6M} Z_{7M} Z_{8M} Z_{9M} Z_{10M} Z_{11M} Z_{12M} Z_{13M} Z_{14M}

图 5·3

用概率的方法来研究，问题就会变得相当复杂。下面我们就用概率方法来进行讨论。不打算读下一部分内容的读者要意识到，到目前为止，我们所提出的模型都只考虑了非常简单化了的情况。另外一些简单的假设将在 12 节中提出来，建议大家都读一读。

8. 第一个概率模型

为了了解怎样用概率方法来处理我们所讨论的问题，我们先来考虑一种非常简单的情况，这种情况同样不考虑某些疟原虫不能生存的事实。

考虑某一个寄生在一个红细胞中的疟原虫，设它能生成 k 个后裔的概率为 $p_k, k=0,1,2,\cdots$，我们还假定寄生于不同红细胞中的疟原虫的繁殖是独立的，并且它们都具有同样的概率分布。用 $x_{n,j}$ 表示第 n 代中第 j 个被疟原虫寄生的红细胞所生成的疟原虫的数量，z_n 表示第 n 代被疟原虫所寄生的红细胞的数量，则有：

$$z_{n+1} = x_{n,1} + x_{n,2} + \cdots + x_{n,z_n} = \sum_{j=1}^{z_n} x_{n,j} \tag{7}$$

即 z_{n+1} 是 z_n 个独立同分布随机变量的和。这个模型称为分枝过程。不熟悉分枝过程及其应用的读者可以参阅 Karlin 和 Taylor 的专著[3]，Cox 和 Miller 的专著[1]，或者是 Harris 的专著[2].

根据这个分枝过程模型，应用概率母函数的性质便可以对疟原虫的传染过程作出预测。在这里假定读者对概率母函数的内容是熟悉的，关于这个内容的简要介绍可参阅 Marcus Robert 的[4]或 Karlin 和 Taylor 的专著[3]. 下面列出我们将要用到的概率母函数的几个性质：设 $g(s)$ 是随机变量 x 的概率母函数，则有：

$$g(1) = 1 \tag{8}$$

$$E(x) = g'(1) \tag{9}$$

$$Var(x) = g''(1) + g'(1) - [g'(1)]^2 \tag{10}$$

设 $f(s)$是独立同分布随机变量 $x_{n,j}(j=1,2,\cdots z_n)$的概率母函数，则有：

$$f(s) = \sum_{k=0}^{\infty} p_k s^k$$

同样设 $f_n^{(s)}$ 表示分布 z_n 的概率母函数。

为了讨论方便，设 $z_0=1$，因为第一代的疟原虫是由第 0 代的疟原虫生成的，而第 0 代的疟原虫数量为 1，故有

$$f_1(s) = f(s) \tag{11}$$

一般地，由概率母函数的性质有：

$$f_{n+1}(s) = f_n(f(s)) \qquad n = 1,2,\cdots, \tag{12}$$

（推导过程请参阅 Karlin 和 Taylor[3,pp. 394～395].）

下面来计算第 n 代被疟原虫所寄生的红细胞数量 z_n 的期望值 $E(z_n)$. 由(12)式对 s 求导，并取 $s=1$ 可得：

$$f'_{n+1}(1) = f'_n[f(1)]f'(1) = f'_n(1)f'(1),$$

在这里我们应用了(8)式，即 $f(1)=1$. 同样地，可有：

$$f'_{n+1}(1) = [f'_{n-1}(1)f'(1)]f'(1) = f'_{n-1}(1)[f'(1)]^2.$$

递推可得：

$$f'_{n+1}(1) = f'_1(1)[f'(1)]^n$$

因为 $f'_1(1)=f'(1)$，所以有：

$$f'_{n+1}(1) = [f'(1)]^{n+1}$$

即是：

$$f'_n(1) = [f'(1)]^n$$

由于 $f'(1)=f'_1(1)=E(z_1)$，记 $E(z_1)=\mu$，我们有：

$$E(z_n) = \mu^n$$

如果 $\mu>1$，那么第 n 代被疟原虫所寄生的红细胞的数学期望是以指数规律增长的，这与前面提出的第一个模型是类似的。如果 $\mu<1$，那么期望值是以指数规律趋于 0 的，这种情况与前面提出的第

二个模型是一致的。在前面我们已经提到，疟原虫的数量变化是波动的，而这里提到的这两种情况都没有反映这种波动的性质。

应该指出，对这个模型以及后面将要提出的概率模型，我们不仅可以计算出其数学期望，而且还可以计算出其方差。下面我们来计算这个模型的方差。（练习 13 要求读者给出详细的证明）。

因为：

$$f''_{n+1}(1) = f''_n(1)[f'(1)]^2 + f'_n(1)f''(1),$$

由(10)式，并记 $\sigma=Var(z_1)$，有：

$$f''(1) = \sigma^2 - \mu + \mu^2,$$

所以有：

$$f''_{n+1}(1) = \mu^2 f''_n(1) + (\sigma^2 - \mu + \mu^2)\mu^n.$$

由递推关系可得：

$$f''_n(1) = (\sigma^2 - \mu + \mu^2)[\mu^{2n-2} + \mu^{2n-3} + \cdots + \mu^{n-1}].$$

再由(10)式：

$$\begin{aligned}\mathrm{Var}(z_n) &= (\sigma^2 - \mu + \mu^2)[\mu^{2n-2} + \mu^{2n-3} + \cdots + \mu^{n-1}] + \mu^n - (\mu^n)\\ &= \sigma^2[\mu^{2n-2} + \mu^{2n-3} + \cdots + \mu^{n-1}].\end{aligned}$$

若 $\mu\neq 1$，则有：

$$\mathrm{Var}(z_n) = \sigma\mu^{n-1}\frac{\mu^n - 1}{\mu - 1};$$

若 $\mu=1$，则有：

$$\mathrm{Var}(z_n) = n\sigma^2.$$

因而有：

$$\mathrm{Var}(z_n) = \begin{cases}\sigma^2\mu^{n-1}\dfrac{\mu^n - 1}{\mu - 1} & \mu \neq 1\\ n\sigma^2 & \mu = 1\end{cases}$$

9. 第二个概率模型：考虑生存概率的情况

在前一个模型的基础上，我们再来考虑在疟原虫的繁殖过程中，有一部分疟原虫不能生存的情况。为了讨论方便，在下面我们同样假定 $z_0=1$，并且还假定红细胞胀裂后释放出来的疟原虫能够进入新的红细胞而继续生存下来的概率为 r. 我们仍使用随机变量 $x_{n,j}$ 和概率母函数 $f(s)$ 和 $f_n(s)$ 这些记号，由于考虑了生存概率的问题，所以我们不能再应用(7)式。由前面的讨论，我们仍有：

$$f_1(s) = f(s).$$

读者可以证明下式成立(练习 17)：

$$f_{n+1}(s) = f_n[rf(s) + t], \tag{18}$$

这里

$$t = 1 - r.$$

与前面的推导一样，我们有：

$$\begin{aligned} f'_{n+1}(1) &= f'_n[rf(1) + t]rf'(1) \\ &= f'_n[r + t]rf'(1) \\ &= f'_n(1)rf'(1). \end{aligned}$$

由此递推关系可得：

$$\begin{aligned} f'_{n+1}(1) &= f'_1(1)[rf'(1)]^n \\ &= f'(1)[rf'(1)]^n \\ &= r^n[f'(1)]^{n+1}, \end{aligned}$$

即：

$$f'_{n+1}(1) = r^n\mu^{n+1},$$

也即：

$$E(z_n) = f'_n(1) = r^{n-1}\mu^n = \frac{1}{r}(r\mu)^n,$$

这里

$$\mu = E(z_1).$$

方差的计算我们留作练习(练习 14)。

这个模型和第一个概率模型是类似的，不过在这里第 n 代被疟原虫所寄生的红细胞的数学期望是依赖于 $r\mu$，而不仅仅是 μ. 这个模型也与前面提出的第二个模型 $z_n=(rk)^n z_0$ 是类似的，其细微的差别只是在这里 $E(z_n)$ 是由 $E(z_1)$ 来表示而不是由 z_0 来表示的。

10. 第三个概率模型：生存概率变化的情况

在第二个概率模型的基础上，再来考虑生存概率 r 依赖于代数 n 的情况，记第 n 代的生存概率为 r_n. 与前面的模型一样，我们仍有：

$$f_1(s) = f(s),$$

而(13)式则修改为：

$$f_{n+1}(s) = f_n[r_n f(s) + t_n], \qquad (14)$$

这里 $t_n=1-r_n$. 对于 $E(z_n)$ 和 $Var(z_n)$ 的计算，我们留作练习(练习 15).

11. 第四个概率模型：再生概率变化的情况

在前面提出的第四个模型中，我们考虑了再生数 k 依赖于代数 n 的情况，我们把第 n 代疟原虫的再生数记为 k_n，下面我们再来考虑一个疟原虫能生成 k 个后裔的概率随着代数 n 而变化的情况。在这里我们不考虑生存率的问题，我们把这个问题留给读者自己去考虑。设 $g_n(s)$ 是第 $(n-1)$ 代中一个疟原虫生成的后裔个数的概率母函数，则有：

$$f_1(s) = g_1(s) \qquad (15)$$

和

$$f_{n+1}(s) = f_n[g_{n+1}(s)]. \tag{16}$$

因而

$$\begin{aligned} f'_{n+1}(1) &= f'_n[g(1)_{n+1}]g'_{n+1}(1) \\ &= f'_n(1)g'_{n+1}(1) \end{aligned}$$

在这里我们应用了 $g_{n+1}(1)=1$，这一结论对任何概率母函数都是成立的。由递推关系可有：

$$\begin{aligned} f'_n(1) &= f'_1(1)g'_2(1)g'_3(1)\cdots g'_n(1) \\ &= g'_1(1)g'_2(1)g'_3(1)\cdots g'_n(1). \end{aligned}$$

记 $\mu_i=g'_i(1)$，则有：

$$E(z_n) = \mu_1\mu_2\cdots\mu_n,$$

读者可以把这个结论与前面提出的第四个模型的结果作一比较（参看练习 6）。

12. 问题讨论

对于寄生于人体或哺乳动物体内的疟原虫的虫口动力学问题，我们已经提出了四个确定性模型和对应的四个随机性模型。实际上，即使是每一组中最复杂的模型对于实际问题的描述也是过于简单化了的。下面我们特别提出几种前面没有考虑的情况。

(1)进入红细胞的疟原虫中有一部分没有存活到生育后裔的情况。

(2)几次感染开始于不同时刻的情况，也即这些周期过程可能在同时进行，但彼此之间有一个延滞因子的情况。

(3)疟原虫的再生繁殖实际上是从肝脏细胞开始的。

(4)疟原虫从肝脏释放入血液的时间是变化的。

(5)由一个受感染的红细胞释放出来的后裔中有一部分没有

进入新的红细胞，也没有死掉，而是被叮了患有疟疾病动物的蚊子所消耗掉的情况（当蚊子再叮别的动物时就把疟疾传染给了其它动物）。

这些情况可以用分枝过程的理论来处理，在这里就不加以讨论了，其中有一些情况作为练习留给读者自己去解决。

练　习

1. 在第一个模型中，设 $z_0=1$，对 n，$n=0,1,2,\cdots,10$，分别

   (a)$k=2$

   (b)$k=4$

   (c)$k=8$

   三种情况，作为 z_n 的图像。讨论 k 以倍数增加时，z_n 图像的变化趋势。

2. 在第一个模型中，设 $z_0=1000$，对 n，$n=0,1,\cdots,10$，分别

   (a)$k=\frac{1}{2}$

   (b)$k=\frac{1}{4}$

   两种情况，作为 z_n 的图像。讨论 $k>1$ 和 $k<1$ 两种情况所对应的 z_n 的图像的差别。

3. 在第二个模型中，设 $z_0=1$，对于 $n=0,1,2,\cdots,10$，分别

   (a)$k=10$ 和 $r=0.5$

   (b)$k=10$ 和 $r=0.001$

   两种情况，分别作出 z_n 的图像，并讨论其对应的图像的差别。

4. 在第三个模型中，分别下面四种情况，对 $n=0,1,2,\cdots,15$，列表然后作出 z_n 的图像。

   (a)$z_0=1000$，$k=10$，r_n 反复取 0.6 和 0.5 两个值，并取 $r_1=0.6$.

   (b)$z_0=1000$，$k=10$，r_n 反复取 0.6 和 0.05 两个值，并取 $r_1=0.6$.

   (c)$z_0=10^9$，$k=10$，r_n 反复取 0.08 和 0.05 两个值，并取 $r_1=0.08$.

   (d)$z_0=1000$，$k=10$，r_n 按顺序反复取 0.6，0.01，0.4 三个值，并且 $r_1=0.6$.

5. 在第四个模型中，k 和 r 都是依赖于代数 n 的。考虑下面问题：

   (a)如果 z_{n+1} 的观测值大于 z_n，那么 $r_{n+1}k_n$ 的大小如何？

   (b)如果 z_{n+1} 的观测值小于 z_n 呢？

   (c)表 1 中倒数第二列可以作为 $r_{n+1}k_n$ 的近似值。试由这些数据推断 z_{n+1} 是否

将大于 z_n，再由表 1 中的第二列的数据或图 5.2 来验证你的结论。

6. 在第四个模型中，试推导用 z_1 表示 z_n 的公式。

7. 在第四个模型中，对于 n，任意取定参数 r_n 和 k_n，求出对应的 z_n，然后观察对于 r_n 和 k_n 的不同选择 z_n 的变化趋势。

8. 对第三个模型，推导用 z_0 表示 z_{nM} 的公式。

9. 在我们所讨论的模型中，我们没有考虑患疟疾病的动物再次被传染的情况。假设第二次传染开始于第一次传染后的某一代，并且我们考虑的是第二个模型的情况，记 $k=k^{(1)}$ 表示第一次传染中，每一个疟原虫所产生的后裔的数量，$r=r^{(1)}$ 表示其生存率；同样用 $k=k^{(2)}$，$r=r^{(2)}$ 分别表示第二次传染中的再生数和生存率。考虑下面问题：

   (a)求 z_{n+1} 和 z_n 的关系表达式。

   (b)推导用 z_0 表示 z_n 的公式。

   (c)对于各种可能的参数组合，讨论 z_n 图像的性质。

   (d)我们提出一个新模型的时候，必须考虑需要作出估测的参数是否可以由观测数据来进行估测。在这里，参数 $k^{(1)}$，$k^{(2)}$，$r^{(1)}$，$r^{(2)}$ 是否可由观测数据来估测？讨论可能出现的困难。

10. 在我们的疟疾模型中，我们没有考虑由一个受感染的红细胞释放出来的后裔中有一些没有进入新的红细胞，而是被叮了已受感染动物的蚊子消耗掉的情况。考虑在前四个模型中，怎样引入这一情况。

11. 设 p 是一次实验成功的概率，$p_k=b(k;n,p)$ 是 n 重贝努里试验中 k 次成功的概率。

   (a)对第一个概率模型，求 $E(z_n)$；

   (b)对第一个概率模型，求 $\mathrm{Var}(z_n)$；

   (c)对第二个概率模型，求 $E(z_n)$；

12. 设 $p_k=e^{\lambda}\left(\frac{\lambda^k}{k!}\right)$ $k=0,1,\cdots$（p_k 为泊松分布），重做练习 11.

13. 对第一个概率模型，

   (a)证明：$f''_{n+1}(1)=f''_n(1)[f'(1)]^2+f'_n(1)f''(1)$；

   (b)证明：$f''_n(1)=(\sigma^2-\mu+\mu^2)[\mu^{2n-2}+\mu^{2n-3}+\cdots+\mu^{n-1}]$；

   (c)证明：$\mathrm{Var}(z_n)=(\sigma^2-\mu+\mu^2)(\mu^{2n-2}+\mu^{2n-3}+\cdots+\mu^{n-1})+\mu^n-(\mu^n)^2$；

   (d)设 $\mu\neq 1$，证明(17)式可化简为：

$$\mathrm{Var}(z_n)=\sigma^2\mu^{n-1}\left(\frac{\mu^n-1}{\mu-1}\right);$$

   (e)设 $\mu=1$，证明(17)式可化简为：

$$\mathrm{Var}(z_n) = n\sigma^2$$

14. 对第二个概率模型，

(a)推导 $\mathrm{Var}(z_n)$的表达式；

(b)对二项分布的情况(练习 11)，求 $\mathrm{Var}(z_n)$；

(c)对泊松分布的情况(练习 12)，求 $\mathrm{Var}(z_n)$。

15. 对第三个概率模型，

(a)推导 $E(z_0)$的表达式；

(b)推导 $\mathrm{Var}(z_n)$的表达式；

(c)对二项分布的情况(练习 11)，求 $E(z_n)$；

(d)对泊松分布的情况(练习 12)，求 $E(z_n)$；

(e)对二项分布的情况，求 $\mathrm{Var}(z_n)$；

(f)对泊松分布的情况，求 $\mathrm{Var}(z_n)$.

16. 对第四个概率模型，求 $Var(z_{n+1})$和 $Var(z_n)$的关系表达式。

17. 推导(13)式。提示：因为生存规律服从二项分布，故可以证明存活后裔数量的母函数为 $rf(s)+t$.

参 考 文 献

[1] D. R. Cox and H. D. Miller, *The Theory of Stochastic Processes*. New York: Wiley, 1965.

[2] T. E. Harris, *The Theory of Branching Processes*. Berlin: Springer, 1963.

[3] S. Karlin and H. Taylor, *A First Course in Stochastic Processes*. New York: Academic Press, 1975.

[4] H. Marcus—Roberts, "A comparison of some deterministic and stochastic models of population growth," this volume, chapter 3.

[5] W. H. Taliaferro and L. G. Taliaferro, "Asexual reproduction of Plasmodium Cynomolgi in rhesus monkeys," *J. Infectious Diseases*, vol. 80, pp. 78 — 104, 1947.

教 师 参 考

预备知识 这一章提出了疟原虫在哺乳动物体内繁殖的八个虫口动力学模型。前四个模型属确定性模型，由简单到复杂逐渐深入讨论，这四个模型可以独立成为一个体系。后四个模型属概率模

型，其讨论方法与前四个模型类似。

学习本章的前半部分需要具备数列和有关指数增长的知识。后半部分需要有关概率母函数的知识，对于这一部分的内容，虽然不要求学生已经具备了分枝过程的知识，但是先涉猎一下分枝过程理论对学好这一部分内容是有帮助的。这一章还可以与分枝过程结合起来一起学习。

本章的前半部分可作为离散数学的课程，也可作为已具备了数列和 $y = ak^x$ 图像知识、或者是已学习了一学期积分学的文科学生的数学课程。第二部分可作为概率论的课程。这两部分都可以作为模型论的课程。

时间 第一部分的内容最多需要一个学时，或者只是作为阅读作业来处理。根据教师增补的分枝过程的内容而定，学完本章大约需要 2～3 个学时。

第 6 章

MacDonald 关于蠕虫感染的工作

Donald Ludwig, * Benjamin D. Haytak**

1. 引　　言

寄生虫感染是最重要的世界性卫生问题之一。在这类疾病中，疟疾居于首位，其次是血吸虫病和其它蠕虫感染。这些疾病流行于大部分热带和亚热带地区，其影响是相当严重的，致使有些地区变得荒无人烟。虽然为控制血吸虫病已作了大量的工作，但其长远效果是令人失望的。George MacDonald 在文[3]*** 中解释了失败的原因，并提出改进控制措施的一些建议。

MacDonald 的结果是借助于一个数学模型推导出来的。这一数学模型描述的是寄生蛆、人寄主、副寄主(钉螺)之间的极为复杂的相互作用关系。MacDonald 经模型分析得到的结论见[3]的501—502 页。他的基本结论是，控制工作除非极其彻底，否则就无甚效果。一旦控制工作达到某种水平，即达到“临界点”，那么传染

* Department of Mathematics. University of British Columbia. Vancouver. BC. Canada V6T1W5.
** Department of Mathematics. Allegheny College, Meadviue. PA16335.
*** 这篇文章经许可附在本章的末尾。

程度就会急速下降，从而疾病就可在几年内根除。但在达到临界点之前，效果只能甚微。

寄生群体在临界点处的急速衰减是由于蠕虫感染所具有的奇异特性：寄生虫要繁殖，雄蛆和雌蛆就必须在人寄主体内交配。当每人所载蛆的平均数量减少时，雌蛆能找到雄蛆交配的机会也减少。因此，一旦每人所载蛆的平均数很小时，寄生群体就大幅度削减。

尽管 MacDonald 雄辩地阐明需要数学模型，而且模型导出的结论也切合实际，但他并没有给出用以导出结论的所有方程。另外，他也没有利用这样一个事实：他的有些结论可用 Bessel 函数明确表示。下面的讨论可作为 MacDonald 模型的数学概貌及其求解的入门性介绍，其目的是让那些具有数学背景知识的读者更易于阅读。

2. 血吸虫病模型

血吸虫的生命历程是很复杂的。雄蛆和雌蛆得在人寄主体内交配。之后，雌蛆产卵，其中有些随粪便排出，其余进入体内各个器官引起疾病。如卵接触到淡水，就孵出一种称为毛蚴的幼虫。为完成这一循环，毛蚴必须刺入钉螺体内。一旦某钉螺受到这样的感染，就通过无性繁殖方式产出大量幼虫，称为尾蚴。每个尾蚴无拘无束地游动着，伺机刺入人的皮肤，完成这一循环。

我们主要感兴趣 的量是每个人的感染蛆的平均数（记为 m）和受感染的钉螺数（记为 I）。我们先考虑 I 关于时间的变化。假定受感染钉螺的相对死亡率为常数，记为 δ，而且钉螺受感染的速度与健康钉螺数成比例，则 I 满足方程

$$\frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}t} = -\delta I + C(m)(S - I). \tag{1}$$

这里 S 表示钉螺的总数，$C(m)$是感染率，它依赖于每人体内已交配成对的蛆的平均数 $P(m)$. 由于产出的卵数(从而尾蚴数)与 $P(m)$成比例，故可得

$$C(m) = P(m)B. \tag{2}$$

其中 B 是与 m 无关的因子。为简单计，我们还假定 S 为常数。

作类似讨论可以得到关于 m 变化率的方程

$$\frac{dm}{dt} = -rm + A\frac{I}{S} \tag{3}$$

这里 r 表示人寄主体内蛆的死亡率，因子 A 与每个受感染钉螺产生的尾蚴数有关。

支配感染过程的基本方程就是(1)和(3)。为简化分析，我们注意人体内蛆的寿命大约为三年，所以 m 的变化非常缓慢。因此，我们先把方程(1)中的 $C(m)$看成是常数。记 I^* 为满足 $dI/dt=0$ 的点，则

$$I^* = \frac{C}{C+\delta}S. \tag{4}$$

当 $I<I^*$ 时，$dI/dt>0$，从而 I 单调上升。同样，当 $I>I^*$ 时，I 单调下降。因此当 $t\to+\infty$时，$I\to I^*$. 这也可由求出(1)的精确解来验证。MacDonald 假定，当 m 作为 t 的函数变化很缓慢时，I 就与 I^* 很接近(这一假定在附录里讨论)。因此，我们可以将(1)代之以如下的近似公式：

$$\frac{I}{S} \cong \frac{I^*}{S} = \frac{BP(m)}{BP(m)+\delta} \tag{5}$$

这一关系与 MacDonald 论文中的表达式(12)是一样的(把 δ 看成他的 $-\log P$，把 $P(m)$看成 $m\alpha$)。

将(5)代入(3)，我们得到

$$\frac{dm}{dt} = -rm + \frac{ABP(m)}{BP(m)+\delta} \tag{6}$$

3. Poisson 概率分布

为进一步讨论，我们必须求得 $P(m)$ 的表达式，为此必须知道一点蛆的概率分布情况。我们把蛆的群体看成是空间中很大的一个“区域”，并对蛆在这个区域里的分布情况作如下假定。

(1)一个区域里蛆的个数与任何与之不交叠的区域里蛆的个数无关。

(2)大小相同的两上区域，其上蛆数的概率分布相同。这里区域的大小是指其长度，面积或体积，依区域的外形特征而定。我们假定区域的大小是用实变量来度量的。

(3)如果区域很小，则该区域里恰好只有一个蛆的概率近似于与该区域的大小成比例。

(4)如果区域很小，则该区域里有多于一个蛆的概率与只有一个蛆的概率相比可忽略不计。

用 $p_n(t)$ 表示大小为 t 的区域里有 n 个蛆的概率。按假设 2 这一记号是有意义的。现将假设 3 和 4 更精确地叙述为：*

$$3: P_1(h) = \lambda h + O(h) \quad \text{对于某 } \lambda > 0,$$

$$4: \sum_{k=2}^{\infty} P_k(h) = O(h).$$

函数 $p_0(t)$ 很容易得到。我们这样来求：先由假设 1，

$$P_0(t + h) = P_0(t)P_0(h),$$

再由假设 4 及概率分布的定义，得

$$P_0(h) = 1 - \lambda h + O(h),$$

于是

$$\frac{P_0(t + h) - P_0(t)}{h} = \frac{-\lambda h P_0(t) + O(h)}{h}$$

---

* $o(h)$ 表示满足 $\lim_{h\to 0} t(h)/h = 0$ 的量 $t(h)$.

取 $h\to 0$ 时的极限，得到

$$P'_0(t) = -\lambda P_0(t). \tag{7}$$

因为蛆总是要占踞着一定的物理空间，所以在一个大小为零的区域里有一个或多个蛆的概率为零。因此 $p_0(0)$必为 1，故

$$P_0(t) = e^{-\lambda t}.$$

求 $p_n(t)$的办法完全一样。同样由假设我们得到

$$\begin{aligned} P_n(t+h) &= P_n(t)P_0(h) + P_{n-1}(t)P_1(h) \\ &\quad + P_{n-2}(t)p_2(h) + \cdots + p_0(t)p_n(h) \\ &= p_n(t)p_0(h) + P_{n-1}(t)p_1(h) + 0(h), \end{aligned}$$

因此

$$\begin{aligned} P'_n(t) &= \lim_{h\to 0} \frac{p_n(t+h) - p_n(t)}{h} \\ &= \lim_{h\to 0} \frac{-\lambda h p_n(t) + \lambda h p_{n-1}(t) + 0(t)}{h} \\ &= -\lambda p_n(t) + \lambda p_{n-1}(t), \quad n = 1,2,\cdots, \end{aligned} \tag{8}$$

逐次求解微分方程(8)(在条件"$p_n(0)=0, n\geqslant 1$"之下)得到

$$p_n(t) = e^{-\lambda t}\frac{(\lambda t)^n}{n!}, \quad n = 1,2,3,\cdots \tag{9}$$

练　　习

1. 说明方程(7)和(8)的推导过程中每一步的理由并验证公式(9)的确是解。

2. 证明 $\sum_{n=0}^{\infty} p_n(t) = 1$. 为什么可期望得到这一结果？

选择适当的尺度为单位，使得普通人的大小为 1，再用 p_n 表示某人带有 n 个蛆的概率，则 $p_n = p_n(1) = e^{-\lambda}\lambda^n/n!$. 这一概率分布称为 poisson 分布。

3. 证明：若 $p_n = e^{-\lambda}\lambda^n/n!$ 则每人所感染的蛆数之期望值为 λ.

4. $P(m)$的计算

为计算某人所载寄生虫条数的期望值，我们假定雄雌寄生虫

条数的期望值都是 $m/2$，而且雄雌寄生虫条数是两个独立的随机变量，都服从 poisson 分布，则

$$P_r[\text{有 } p \text{ 条雄的}] = e^{-m/2}\frac{1}{P!}\left(\frac{m}{2}\right)^p \tag{10}$$

$$P_r[\text{有 } q \text{ 条雌的}] = e^{-m/2}\frac{1}{q!}\left(\frac{m}{2}\right)^p \tag{11}$$

$$P_r[\text{有 } p \text{ 条雄的 } q \text{ 条雌的}] = e^{-m}\frac{1}{P!q!}\left(\frac{m}{2}\right)^{p+q} \tag{12}$$

为简单计，假定配对只要有可能就肯定出现。换言之，如果有 p 条雄寄生虫和 q 条雌寄生虫，则所配对数为 $\min(p,q)$. 所以已配对的寄生虫数为 $2\min(p,q)$. 因此从(12)得到

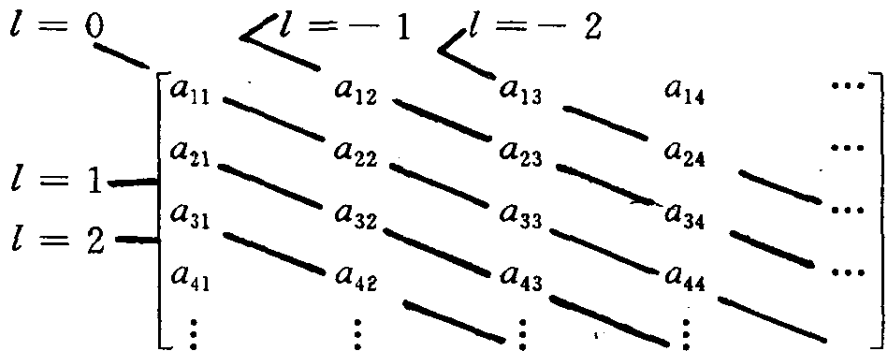
$$P(m) = \sum_{p=0}^{\infty}\sum_{q=0}^{\infty} 2\min(p,q)e^{-m}\frac{1}{p!q!}\left(\frac{m}{2}\right)^{p+q} \tag{13}$$

显然，由(13)有

$$P(m) \sim \frac{m^2}{2}, \text{对于较小的 } m, \tag{13}'$$

这是因为除了 $p=1,q=1$ 那一项外，其它项都次数更高。对于较大的 m，我们可用正态分布来逼近 poisson 分布，而且可以证明 $P(m)$ 近似等于 m. 我们不准备详细证明这些论断，而仅用已知函数来估计和式(13). 下面的计算以 leyton 的[12]与 Nasell 和 Hirsch 的[4]为基础。

要估计表达式(13)，我们只要对在两上方向都无限的矩阵沿对角线 $p=q+l$ 求和，其中 l 固定。如记矩阵为 (a_{pq})，则这些对角线如下图所示



作为准备，我们先对原分布(12)沿对角线求和。对于 $l>0$，定义

$$I_l(m)=\sum_{q=0}^{\infty}\frac{1}{q!(q+l)!}\left(\frac{m}{2}\right)^{q+q+l} \tag{14}$$

可证 $I_l(m)$ 就是推广了的 bessel 函数(见 Abromowitz 和 stegun 的[1]，375 页)。这就带来了很大的便利，因为这些函数已被研究过，而且数值已制成表格。考虑到分布的对称性，我们可令 $I_{-l}=I_l$. 对所有的对角线求和，得到等式(见[1]，376 页，等式 9.6.37)

$$e^{-m}\sum_{l=-\infty}^{\infty}I_l(m)=1 \tag{15}$$

这表明(可用通常的办法对(12)求和来验证)所有可能性的概率加起来等于 1.

设 A_l 为(13)式对应矩阵的一条对角线上的和，则当 $l\geqslant 0$ 时，

$$A_1=\sum_{q=0}^{\infty}\frac{q}{q!(q+l)!}\left(\frac{m}{2}\right)^{2q+l} \tag{16}$$

考虑到(13)的对称性，可令 $A_{-l}=A_l$. 由(13)和(16)，得

$$P(m)=2e^{-m}\sum_{l=-\infty}^{\infty}A_l. \tag{17}$$

另一方面，比较(14)和(16)可知，当 $l\geqslant 0$ 时有

$$A=\frac{m}{2}I_{l+1}(m). \tag{18}$$

因此(17)可以重新写成

$$P(m)\doteq me^{-m}\left(\sum_{l=1}^{\infty}I_l+\sum_{l=2}^{\infty}I_l\right) \tag{19}$$

于是由(15),得

$$P(m) = m[1 - e_m(I_0(m) + I_1(m))] \qquad (20)$$

括号里的因子表示成对寄生虫所占的比例。MacDonald 将这个量用 α 表示,并将其列在负表 Ⅱ 的第二例。[1]的 377 页等式 9.7.1 的渐近展开表明当 m 很大时,

$$\frac{P(m)}{m} \approx 1 - \left[\frac{2}{\pi m}\right]^{1/2} \qquad (21)$$

取 $m=10$,可得近似公式 $P(m)/m \approx 0.748$. 对于更大的 m,近似程度更高。对于较小的 m 值,表中数据表明 $P(m)/m$ 的确与 $m/2$ 很接近。

练　　习

4. 验证等式(14)－(20).

5. 方程(6)的分析。

我们先找平衡解,即使得 $dm/dt=0$ 的解。用记号 $\alpha(m)$ 表示 $P(m)/m$(MacDonald 的 α),并在(6)中令 $dm/dt=0$,得

$$-rm + \frac{ABm\alpha(m)}{Bm\alpha(m) + \delta} = 0. \qquad (22)$$

显然,$m \equiv 0$ 是一个解。为找出其它解,把(22)改写为下面的形式较为有利:

$$\alpha(m) = \frac{r\delta}{AB - mBr} \qquad (23)$$

$y=\alpha(m)$ 的图像可由[1]中 375 页 $e^{-m}I_0(m)$ 和 $e^{-m}I_1(m)$ 的图像构造出来。由(13′)知该曲线在原点处的斜率为 1/2,而由(21)可见,它以直线 $y=1$ 为渐近线。另外,$y=r\delta/(AB-mBr)$ 的图像是一支双曲线,(23)的解即为图 6.1 所示的交点。

注意,对于与图 6.1 的曲线相对应的参数 A,B,r,δ,(22)有两个正根,记为 m^* 和 m_b. 这样,我们就找到了(6)的三个平衡解:

$$m \equiv 0$$

$$m \equiv m_b$$

$$m \equiv m^*.$$

把(6)改写成

$$\frac{dm}{dt} = \left(\frac{m}{mB\alpha + \delta}\right)(AB - mBr)\left(\alpha - \frac{r\delta}{AB - mBr}\right),$$

显然，当 $m > m^*$ 时，$dm/dt < 0$；当 $m_b < m < m^*$ 时，$dm/dt > 0$. 所以 m^* 是稳定的。又若 m 是(6)的任一解，满足 $m > m_b$，则当 $t \to +\infty$ 时，$m(t) \to m^*$. 若 $0 < m < m_b$，则 $dm/dt < 0$，且 $m \to 0$. 可见 m_b 就是所谓的临界点。如果一项治疗计划能把 m 降低到小于 m_b，那么感染就会慢慢消失。在相反的情况下感染水平又会上升到 m^*.

如果一项全面的计划目标是控制并根除感染，那么 m 和所有的参数 A, B, r 和 δ 都将受到影响。m_b 和 m^* 与 A, B, r, δ 的关系是 MacDonald 论文的核心。从图 6.2，我们对这些关系可获得定性的了解。

卫生条件的改善可使 B 变小，这又使双曲线上移，从而使 m_b 右移。在 A/r 处的垂直渐近线不受 B 的影响，因而 B 的较大变动仅引起 m^* 相对较小的变化。致力于医疗措施有几个方面的效果：第一，降低 m；第二，增大蛆的死之率 r. 这时，垂直渐近线左移，截距 $r\delta/AB$ 上升，其结果是降低了 m^*，增大了 m_b. 发动人员灭钉螺可使 A 变小 δ 变大，所以也有类似的效果。

理想的情况是这样修改参数，使得双曲线与 $\alpha(m)$ 根本不相交(图 6.2)。在这种情况下，唯一的稳定解是 $m \equiv 0$，且每个解都趋于 0.

在上述介绍的基础上，请读者去阅读 MacDonald 的原文。对这个问题更为详尽、更为完整的数学推导包含在 Nasell 和 Hirsch 的论文[4]中。

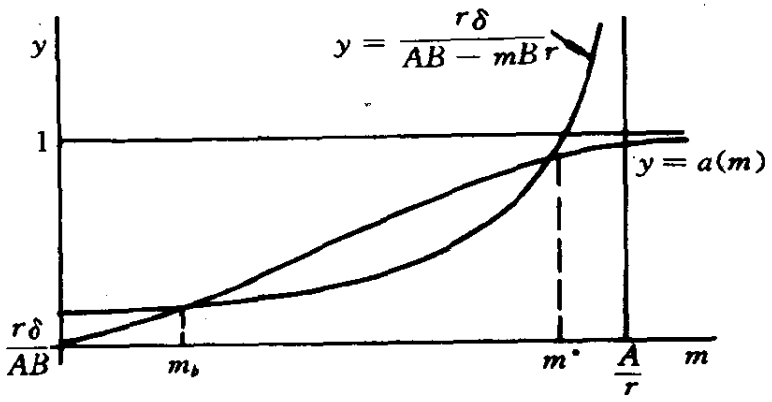


图 6.1

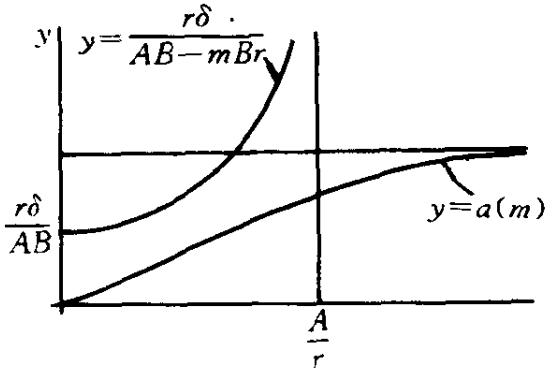


图 6.2

附录：另一个模型

方程(6)是 MacDonald 模型的基础，在推导这一方程时，他作了这样的假定：由于 m 随时间的变化非常缓慢，故 I 始终位于平衡值 I^* 附近(见 MacDonald 论文 193—194 页或本章第 2 节)。但是，如果把灭杀钉螺看成是一种主要的控制手段，那么这一假设看来就有点令人怀疑了。因此，我们希望方程(1)和(3)能提供一个更为现实的模型。下面，我们画出(1)、(3)所成方程组的相图。从定

性的角度将会看到，我们也可得到类似于 MacDonald 的结论，但 m 和 I 之间的相互依赖变得更加明显了。

所考虑的方程为

$$\frac{dI}{dt} = -\delta I + BP(m)(S - I) \tag{1}$$

$$\frac{dm}{dt} = -rm + \frac{A}{S}I. \tag{3}$$

我们先注意到，当 $\delta I = BP(m)(S-I)$ 或 $I = BP(m)/(BP(m)+\delta)$ 时，$dI/dt = 0$. 这条曲线已画在图 6.3，标记为 c. 由于对大 m 有 $P(m) \sim m$，故 c 以直线 $I = S$ 为渐近线。对于较小的 m，c 近似于抛物线 $I = Bm^2S/2\delta$. 在 c 的上方，dI/dt 为负；在 c 的下方，dI/dt 为正。

同样，当 $I = (S/A)rm$ 时，$dm/dt = 0$. 这条直线用 L 标出。在 L 的上方，dm/dt 为正；在 L 的下方，dm/dt 为负。$0, e_1, e_2$ 三个交点都是平衡解。

现在考虑区域 I 内从某点 Q_1 出发的轨线。因为 dI/dt 和 dm/dt 均为负，故这一轨线必然走向原点。另外，它与直线 L 和曲线 c 都不会相交(为什么?)，因此必然留在区域 I 里并向 0 点靠近。同样，从区域 II 内某处出发的轨线必然走向 e_2.

从 Q_2 这样的点出发的轨线必然移向右下方直至与 L(垂直)相交。一旦进入区域 I，其走向就与上面所述的一样，向 0 挺进。

练　习

5. 完成上面的分析，并说明其相图确是图 6.3 所画的那样。再证明 $0, e_2$ 两点都是渐近稳定的，而 e_1 却不稳定。
6. 讨论相图会怎样随着参数 A, B, r, δ 和 S 的变化而变化。注意 S 的变化也影响到 A.
7. 讨论这些结果与 MacDonald 的结果的异同之处。

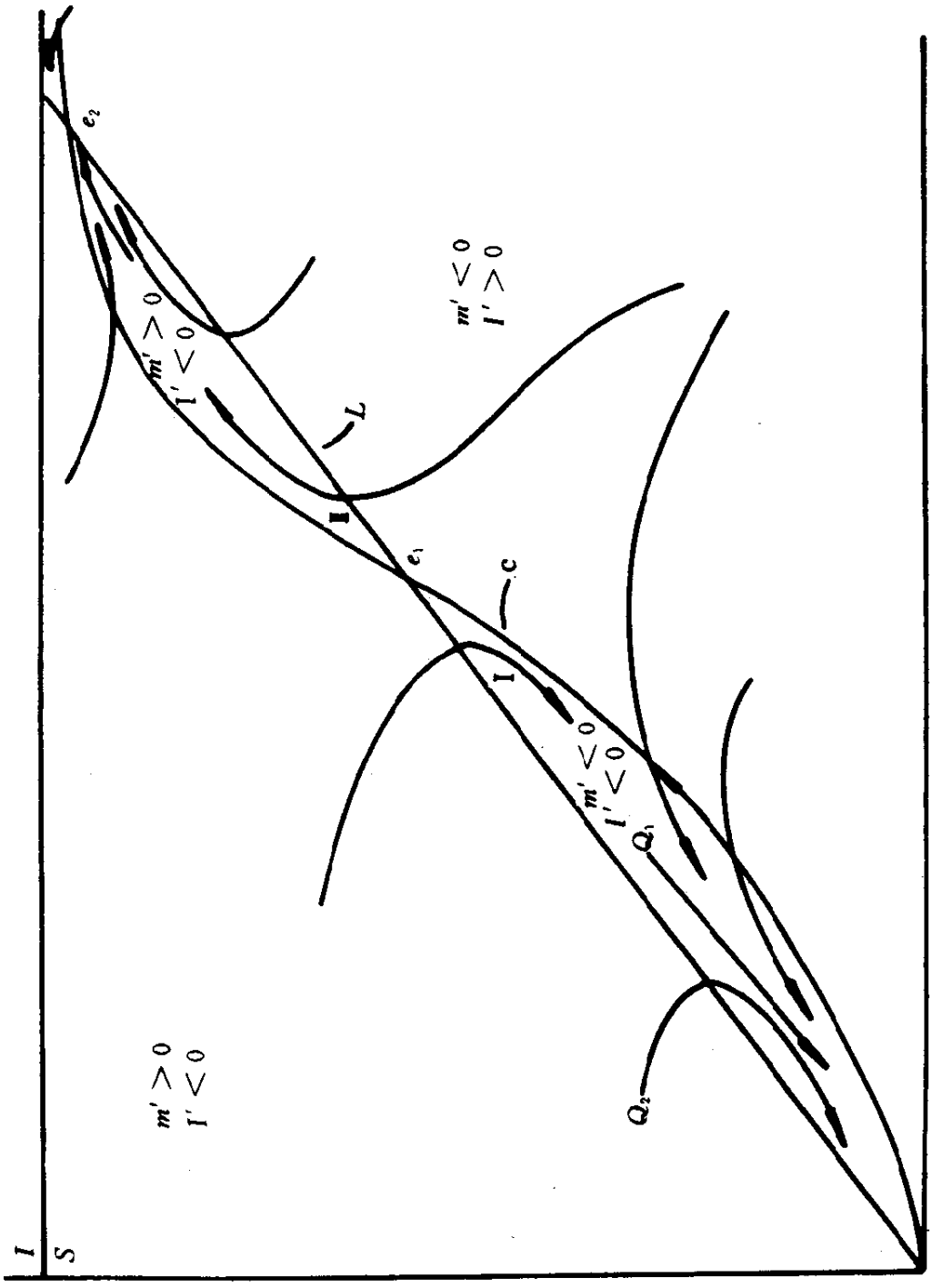


图 6.3

附录：MacDonald 的原文

皇家热带医学和卫生学会学报，第 59 卷，第 5 期，1965 年 9 月

蠕虫感染的动力学

——兼论血吸虫病

George MacDonald

Ross 热带卫生研究所主任、伦敦热带医学与卫生学校热带卫生教授

医学上所有有意义的蠕虫都是双性的，这是蠕虫与差不多所有其它类型感染物的不同之处。细菌、病毒和原生动物感染从少量的源头开始，由于缺乏针对它们的免疫力，进行繁殖要相对容易，但当繁殖得较为普遍时，其生长就受到限制。然而，蠕虫的经历在某种程度上却与之相反：蠕虫较少时，两性相交的机会要少得多，从而限制了从少量源头开始的倍增。虽然这种情况使得蠕虫感染的动力学必须作某种程度的修正，而且文献中确有许多这方面的论述，但修正的真正实质似乎尚未得到研究。本文的主要目的就在于此。

但是，这并非蠕虫感染不同于其它感染的唯一的原则上的不同之处。许多蠕虫感染对免疫作用的反应较弱；重复感染不仅可能，而且是一般的准则；多次感染大量出现，而且寄主的传染性与它所受的多次感染的程度有关，从而因寄主、时间而异，变化幅度较大。实际上，这里感染度的单位是所载寄生虫的数量；而在大多数其它类型的感染中，单位是受感染的寄主数量。这一情况对感染的动力学必然有重要的影响，但看来也没有得到充分的研究。

需要考虑的其它特性有：大多数蠕虫并不在脊椎动物寄主里繁殖完毕，而需要有一个额外的环境。当这一额外环境是活寄主，比如钉螺或蚊子时，重复感染可能会出现，但要受到两个生物体相对尺度的限制。结果，额外寄主的感染度无法长期与它所受到的感染次数成正比。就感染度而言，其状况很象受细菌感染或其它类似感染的脊椎动物寄主一样，只能作为易感染的单元，而不能作为其数量几乎可以无限变化的离散感染的载体。

这些特性及其作用的含意非常复杂，不预先建立起假设作为工作的基础，就无法根据直接的推理来领悟，也无法通过实地考察来推断。最有效的研究方法是：严格定义这些特性、将其翻译成数学上易于处理的形式、分析不同

特性对动态进程的影响方式、研究特性的变化对传染总量的影响，从而建立起一个模型。这样一个模型实质上并不依赖于对这些特性数量特征的了解，而依赖于特性的本质。只要说明哪些特性是最重要的，模型就可以为制定科研和实际预防的一般政策起着很好的指导作用。

Hairston(1962)和 WHO(1965)已对血吸虫感染的动力学作出重要贡献，但他们都未论及性别特征，而这正是本文要集中研究的问题。

模型应该把业已知道会对传染的本质有重要影响的所有因素都融合在一起，而不管它会引起多大的复杂性。其实，模型的优点正在于：它可以让人用一种其它方法无法理解的方式来研究由一系列复杂部件构成的整体结构。这里提出的模型包括两方面概率论上的问题：侵入幼虫在人群中随机分布的影响，和不同数量幼虫人侵后相交成对的大概对数。二者都很简单，但合在一起时就形成了无法用通常解析方法处理的数列。经过大量的预备工作，我们断定只有采用计算机技术才有可能求解。所有这些数列中，除了表 I 里出现的之外，其它数列经必要的改写，都已在伦敦大学计算机研究所的 *Atlas* 机器上运算过。大部分结果都已在文中用一系列图表来表示，而主要的公式以及推导这些公式的根据都列在附录里。缩写了的表格状报告已用三组图形画出，我们认为它作为工具对于科研工作具有通用性，但除特别声明外，涉及到的其它几组图像并没有在这里复制下来。*

模型分两节提出。第一部分是关于入侵生物体的个数与相交成对的概率两者之间关系的基本结论，针对的是如下两种情况：第一，每个个体的 入侵生物体个数已知；第二，感染次数的平均值已知，且在群体中的分布是某个随机分布。第二部分将这一基本材料融合到一个血吸虫感染的一般模型，特别研究在第一次把感染引入群体之后所发生的情况、不同因素对其增长及最终水平的影响以及不同预防措施的相对功效。

相交成对的概率

这里假定雄雌幼虫的入侵概率相同，虽然两性的实际分布是随机确定的。我们还假定，配对一旦出现，就永久维持下去，就象人们所认为的关于血吸虫的这方面情况一样。

---

* 如果哪位研究人员需要，作者可寄给一份数据的表格状报告书，所有的图像都要以它为基础；也可寄给一份比表 I 更为全面的报告。

已知入侵个数的配对概率

显然，单个幼虫的侵入不能导致配对。如果侵入幼虫有两个，则可以是两个雄的、一雄一雌或两个雌的，所具的概率分别为 1/4，2/4 和 1/4，因而配对的概率为 0.5. 对于下一个奇数 3，概率相同，但对于 4 和 5，概率增加到 0.625. 对于后面的偶数奇数对，概率继续增加。这一结果的理由写在附录，那里还有一些一般的表达式，用于计算任一已知数量的入侵幼虫中，配对幼虫所占的大概比例。某些计算结果已足够详细地列在表 I，以便于图形表示和添加新数据。请记住，这些数据无法用真正的曲线严格地表示，而应该用直方图从偶数到偶数分段表示，但对于较大的数，直方图可能意义不大，因为这时两数之间变化很小。

表 I　寄主身上蛆的个数已知时蛆的配对概率

（个数为奇数时的概率与位于其前之偶数时的概率相同）

个数	概率
1	0
2	0.5
4	0.625
6	0.687
8	0.726
10	0.754
12	0.774
14	0.790
16	0.804
18	0.816
20	0.825
30	0.855
40	0.875
60	0.897
80	0.911
100	0.921
400	0.960
1,000	0.975

入侵个数随机分布时的配对概率

在任一给定的群体或群落里，不大可能出现这样的情况：所有个体都具

有相同数量的入侵幼虫。这一数量最好用下法表示：获得 0 个、1 个、2 个、3 个等个数幼虫的寄主所占比例按照普通的随机规律来变化，而随机规律对于不大的个数可用 poisson 级数来表示。在这一随机条件下完全可能出现这样的情况：尽管平均数比 2 小得多，但有些寄主还是获得两个或更多个幼虫，进而一部分相配成对。因此，必须将这两种概率结合在一起加以探讨。不管您是把寄主看成为单个实体，还是将其看成各部分相互独立的分块结构，所得结论都是适用的。在前一种情况下，实体里雄雌寄生虫必然相遇配对，而在后一种情况下，雄雌寄生虫只有在处于同一块时才能配对。由于一般认为双性感染的特殊性质主要出现在入侵幼虫数量很小的时候，所以进行这方面的研究特别重要。

这一关系的一般表达式写在附录。动态数列的实际数值无法用解析方法计算，若用台式计算器* 则异常费力，但对于计算机却是个简单的练习。在每个群落成员的平均数已知的情况下，表 I 对一系列到 10 为止的平均值，列出了寄主群落的所有蛆中已配成对者所占的大概比例。尽管如此，利用表 I 的数值仍然无可非议，因为两个表实际上是相互融合的。随机分布的蛆中已配成对者所占比例的这一 特性已融入到后面模型要用到的所有动态方程。

载有成对蛆的寄主所占的大概比例

尽管成对蛆所占比例构成了 重要的动态因素，但流行病学常用的度量方法是按照受感染的人来计量，更严格地说，是按照具有成对蛆的人所占的比例来计量。二者是不一样的，因为只要寄主载有孤零零的一对，他就进入具有成对蛆的行列，而不管他是不是还有几个没有成对的样本。当感染随机地分布时，具有一对或多对的概率与 poisson 级数和二项分布表达式的另一种组合有关，这也写在附录，需要计算机来算。这一数列的有关数值仍然可能是有用的工具，已列在表 I 的第二 列，并与第三列的数据相对比。第三列指的是载有一个或多个、成对或未成对蛆的寄主所占的大概比例。从表里我们看到当感染水平较低时，两给比例之间有很大的差异。

---

* 指机械的计算器，不是电子计算机。——译注

表 I　当寄主群落里蛆的随机分布具有某一平均值时，蛆配成对的概率、寄主载有成对蛆的概率和寄主载有成对或未成对蛆的概率

平均载蛆量	成对蛆的大概比例	寄主所占的大概比例	
		具有成对蛆	具有成对或未成对的蛆
0.1	0.048	0.0024	0.095
0.2	0.091	0.0091	0.181
0.3	0.130	0.0194	0.259
0.4	0.166	0.0329	0.330
0.5	0.199	0.0489	0.393
0.6	0.229	0.0671	0.451
0.7	0.256	0.0721	0.503
0.8	0.281	0.109	0.551
0.9	0.305	0.131	0.593
1.0	0.326	0.155	0.632
1.2	0.365	0.204	0.699
1.4	0.398	0.253	0.753
1.6	0.428	0.303	0.798
1.8	0.453	0.352	0.835
2.0	0.476	0.400	0.865
3.0	0.560	0.604	0.950
4.0	0.614	0.748	0.982
5.0	0.652	0.843	0.993
6.0	0.681	0.903	0.998
7.0	0.704	0.941	0.999
8.0	0.722	0.964	>0.999
9.0	0.738	0.978	
10.0	0.751	0.987	

血吸虫病模型

基本假设

感染能否由一个模型来充分地表示出来，主要取决于对它所作的基本假设，以及这些假设用于定性地描述传染过程的精确性。如果假设言之成理，模型就能为传染过程提供一个定性的画面，并显示出不同因素之间的相对重要

性，以及对这些因素加以修正时所造成的轻重不一的影响，虽然它们的量值可能近乎未知。这样一个定性模型将指明哪些因素最为重要，因而也最值得量化，从而最终导向一个完全定量的模型。这里提出的定量模型是根据前一个定性的模型得来的。

模型研究的是双性蠕虫：随着幼虫的侵入产生了感染，其中幼虫随机地分布于某生态区域里一个寄主群落的诸成员之间，雄雌幼虫具有相同的概率。我们把蛆看成是单配的，即一个蛆只交配一次。蛆的生命期较长，雄蛆一生中不停地产卵，并随尿液或粪便排出。在数值计算时，我们将蛆的平均寿命取为 3 年，日产卵量取为 1000 个（参阅 Hairston1962 年的论文），但对这些数值即使作很大的修改，也不会影响我们后面要在数值计算的基础上详细论述的基本论点。

在一给定的生态区域里，触及水的卵的数量取决于两组变量：第一，区域里寄主群体的总量、寄主对蛆的平均载有量、蛆中已成对者所占的比例和每个受精蛆的日产卵数；第二，这些卵中那些直接或间接地被带到水里的卵所占的比例。第一组变量依赖于感染的流行程度，第二组变量依赖于可作很大变动的环境和卫生习惯。因此，最后这个因素也称“污染因素”。

毛蚴接触到钉螺的概率主要取决于钉螺的数量。当钉螺很稀少时，这一概率自然较小，因为钉螺里刺入毛蚴就使毛蚴退出循环，从而在某种程度上保护了其它钉螺。当然，我们也必须考虑到，当钉螺稀少时，每个钉螺里的毛蚴个数增加了。

下一组有关的因素是控制钉螺寄主里繁殖快慢的那些因素，主要有生态区域里易受感染的钉螺个数、其生命长度、已受感染钉螺的日尾蚴产量及其生存期。其中变化程度较大的是易受感染的钉螺个数。因此这组因素称为“钉螺因素”。模型不考虑钉螺因受感染而死亡的情况。我们对这种死亡率作了大量的研究，得出的结论是，死亡率只能定量化，不会与感染动力学的原理相矛盾，也不会与本文得出的定性结论相抵触。模型也忽视了钉螺中完全可能出现的多次感染。关于这一现象，已有不少工作，但作者所知道的所有这方面的工作都只是研究由两个或两个以上毛蚴的同时刺入所引起的多次感染，而对于重复感染能否紧继已初具规模的感染之后出现这一问题，人们尚有一定的疑问。然而，在考虑动力学时很重要的一点是尾蚴产量与入侵毛蚴数量并没有关系。Pesigan 等人于 1958 年找到了多重感染尾蚴产量的计算方法。尽管

没有证据说明这是普遍成立的，也没有证据表明对于二重或三重感染尾蚴不会增加，但动态的情景还是取决于在一连串的重复感染下一个直接的数量关系能不能几乎永远保持着，而这是肯定不成立的。

下一组因素考虑的是尾蚴找到一个合适寄主的概率，这由两部分组成：一个是生物常数，表示尾蚴在这方面的效率；一个是变数，代表潜在寄主触及水的次数和程度。模型中体现的是具有标准平均接触程度的可变接触次数，称为"暴露因素"，可以随意修改。由于生物因素假定是个常数，其实际数值对所发生的事件没有原则上的影响。不过，为了数值计算，必须给它取一个值，为此，我们给它指定了一个看起来与自然现象相吻合数值。

在脊椎动物寄主里，对本质有影响又最最重要的因素是雄雌蛆相交的概率，这在前面的论述中已作了解释。蛆的寿命是第二重要的因素，它取决于大自然，通常看作常数。但若建立了一个发现病例并加以治疗的较为系统的机制，其目的在于周期性地探测并治疗一大部分阳性病例，则这一因素还是可以修改的。由于这是控制和消灭病害的主要措施，所以我们把蛆的生命长度当作变量来看，并称之为"寿命因素"。

这里我们不考虑可能被认为是有关的两个因素，即寄主的体积对雄雌幼虫相交的限制程度和免疫措施对相交过程的干涉方式。可以近乎肯定地说，血管系统对雄雌相交的概率有很大程度的限制，所以更为合适的是把生物体看成由一些尺寸不大的分隔间组成，而雄雌幼虫只有在处于相同的分隔间时才相交。这对感染动力学的影响已被研究过。对于给定的幼虫个数，相交概率要因此而大大降低。虽然从数值上来说有很大影响，但结论的一般形式丝毫与不会改变。正因为如此，我们提出的是纯粹定性的模型，只研究原则问题，而不考虑所载寄生虫的实际条数。

消除上述分隔规模的不确定性是可能的，前提是有可能将排泄物中卵的个数与载蛆量联系起来——即使有少数几个特殊例子也行，而这却是现有文献尚未涉足的课题。如果能够填补知识中的这一缺陷，那么大概就能将现在的定性模型转化为主要是定量的模型，特别是将有关"临界点"的结论与用传统方法测量的实际感染率联系起来，从而为预防的科学提供了精确性。免疫在限制传染方面所起的作用同样完全只有数量上的影响。或许，人受到有限次的感染就会获得永远的免疫力，但这一次数肯定很大。尽管我们可以轻而易举地放宽这一限制，但它对动力学的影响或许还是要比上面所述的分隔容

量所导致的影响小得多，所以在澄清分隔容量这一问题之前没有理由将它包括进来。

基于这些特性的模型具有可用一般观察的方法推断出来的一些特征，但只有经过计算机的实际计算才能加以证实并得出它们的精确程度。因此，下面描述的结论都以一组计算机程序为基础，其中脊椎动物寄主的污染、钉螺、暴露、寿命等主要因素都指定了几组不同的数值。先运行程序，辨认出初次将感染传入到一个生态区域之后事件的大概经过，这里我们将生态区域设想成一个村落，里面有水井或水池，村民们经常出入这些地方提水家用。了解了感染的传入在群体中建立起平衡水平的情景后，运行一组代表控制工作的程度。为此，选择一组先前在传入阶段得到检验、并根据其结果看来比较切合实际的参数作为标准参数，控制作用可表示为将某个参数的值降低到原来的一小部分，总的原则是检验每个参数作相同程度的缩减所产生的效果。

在这一工作期间，我们通过推理和计算证明：群落里感染的流行水平总是被限制在一个下界值和一个上界值之间，后二者类似于其它感染里的临界传染水平和平衡水平。当然，两者之间有一些重要区别。下界的特性与控制政策之间有非常紧密的关系，因此这里用一个不同的名称"临界点"加以区别，其意义从下一节的论述里显而易见。

临界点

无性寄生虫引起的普通感染可由最低限度的感染量传入到一个群落，典型的情况是由单个感染病例传入。接着，感染可能处于最佳的繁殖时期，这种繁殖，如果用对数尺度或"按比例缩小"来表示，其图形可能具有图 1 中曲线 B 的形状。感染会不会繁殖？以多大的速度繁殖？这完全依赖于环境的特性，因为环境决定了最初病例与易受感染者之间的有效接触程度。

与此相对照，群落中双性感染的生长既依赖于决定接触程度的环境因素，又依赖于传入感染的数量。传入感染的规模可能很小，致使它不大可能在患者身上产生足够多的多次感染以保证传播之链的继续延伸。要使传播链得以延伸，我们必须假定传入足够数量具繁殖力的蛆，贮于一个或多个寄主身上。对于任一指定的环境，都有蛆的一个临界个数：如果蛆的个数比它更多，则出现繁殖并最终达到平衡水平；如果更少，则蛆逐渐减少。这一数量用所论群落里的平均载蛆量来表示，并称为"临界点"，其意义在于：这个数不仅对于是预防还是允许感染的传入起着关键的作用，而且正如以后就要看到的，当

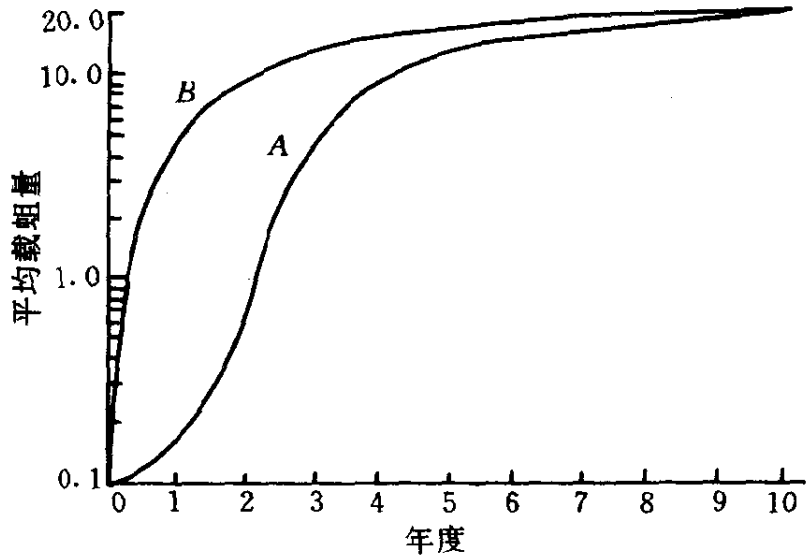


图 1　比较曲线 A 与 B，其中 A 用的是对数尺度，表示传入有性螨虫感染之后事件的预期行程，如文中所述；B 表示假想的无性寄生虫的预期行程。二者其它方面都一样，唯性别特征的不同导致了本质的区别。

引入控制措施时，它还将在感染的继续传播与彻底消灭之间引出一个突变。它近乎同样地决定了污染、蜗牛、暴露和寿命四个因素，所以当这些因素的值很大时，感染的传入和维持都相对容易些，但当这些数值很小时，要建立起传播的链条就需要相当大规模感染的侵入。因此，通过单个旅客将感染传入一个先前未受感染的地区是不太可能的，不过，由成群来自感染流行地的人把感染传入的危险性要大得多，历史上有大量血吸虫病和丝虫病的实例支持这一说法。

感染的传入

如果感染传入的规模比临界点稍大一点，则繁殖速度开始时比无性感染的情形所预期到的速度小得多，但随着平均载蛆量的增加逐渐加速，经过很长的一段时间之后（在所考虑的例子里是两年或更多年），感染达到了与其它情形同样的发展速度。

当平均载蛆量较小时，感染的繁殖要遇到很大的障碍，于是处于不稳定

的状态；如果条件不变，则感染易于大量繁殖，但条件的微弱变化都可能使结果走向反面，使感染消失。然而，当感染变得很普遍时，它就达到了某种稳定性，此时要使平衡水平作任何显著的改变都必须先使条件作出巨大的变化。

无性和双性类型蠕虫感染的曲线之间的区别如图 1 曲线 A、B 所示。由此可以看到，开始时二者有明显的差异，之后上升到相同的平衡高度。

图 2 表示传入感染时修改污染因素和修改暴露或钉螺因素的效果。增大二者中的任何一个都会降低临界点，从而使更小的入侵群体也能将感染传

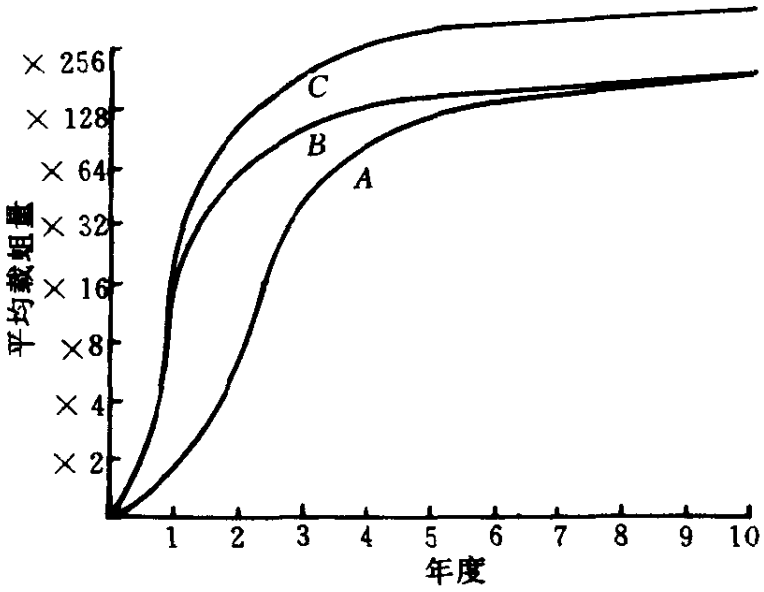


图 2　A 是"标准"传入的曲线；
B 是污染因素放大一倍后预期的曲线；
C 是暴露或钉螺因素放大一倍后的预期曲线。

入。不管是哪种情况，繁殖的时间因素有很大变化，快速增长的时刻提前了许多。当然，开始时曲线上升较慢，这种一般的形状还是维持不变。两条曲线都上升到一个水平高度。在增大污染因素的情况下，这一高度实际上与原来的相同；而在增大暴露因素或钉螺数量的情况下，代表平均载蛆量的高度的增大幅度近乎与暴露或钉螺因素的增大程度成比例。

严重污染的水虽然使感染的传入变得更加容易，但看来对疾病最终的流行程度实质上没有影响。流行程度近乎完全地依赖于钉螺的数量、寄主与水的接触频率和蛆的寿命。这一特性更深入的内容将与控制措施联系起来讨

论，在那里可以看出它对政策的制定具有非常重要的意义。其原因是，不管水的污染程度有多大，在多数情况下，平均载蛆量最终都上升到这样一个高度，使得尾蚴比易受感染的钉螺多得多，因而即使对尾蚴的数量作大幅度调整，也只能使受感染钉螺的最终数量引起微不足道的变化。

运行了一系列方案之后，我们任意选取了一组参数作为标准参数，以便于以后通过变动其数值来检验控制的效果。双性感染的标准曲线如图1的曲线 A 所示。除了已经作出的假设之外，我们还假定污染程度等价于群体总排泄物的1/1000接触到水；钉螺密度是每一米长的水岸含5个钉螺。对于每人每天的触水次数，我们没有定出具体的数字，但以前所述的总的暴露因素（包括尚未加以测量的生物常数）已作了调整，使得出的结论看起来切合实际。所用的这个值为0.02，其意思是：如果每人每天触及水一次，并掠过一平米的水，则在这一平米里的个体尾蚴成功地刺入人的皮肤的概率是0.02. 当然，所用实际数值的大小对本文而言是无关紧要的。

控制的表示

修正有关的任何一个因素都有两方面的作用：一是改变平衡所处的高度；一是改变这一组情况下临界点所处的高度。本文的临界点代表这样一组平均载蛆量，不到这个值，感染就无法维持下去；越过临界点以后，感染不仅继续缩减，而且速度还在加快。

运行第一组方案：把诸传染因素削减到这样一种程度，使平衡高度不致降到临界点以下，产生的效果如图3所示。在这一组方案里，四种控制计划得到了检验，同时还检验了十年内产生的效果。从表面上年，这些控制措施具有相同的强度，因为在每一种情况下，都是其中一种相关因素下降相同的程度，此处为下降到原值的五分之一。

卫生条件的改善就是水的污染量变小，所以排泄物中只有1/5000接触到水。群体中因此引起的平均载蛆量的下降（如图3的曲线 A 所示）实际上小于1%，已小得无法在图上辨认出来。尽管将污染因素降到这样的水平已经表示卫生条件相当优越，但水中毛蚴仍然多于钉螺，疾病传染之链继续延伸，近乎未受影响。

降低钉螺因素或暴露因素的效果由曲线 B 表示，这两者非常相近，这里只画成一条曲线，它最终下降了原值的大约五分之一。下降的速度极其缓慢，要10多年才能达到新的、比原来较低的平衡水平。

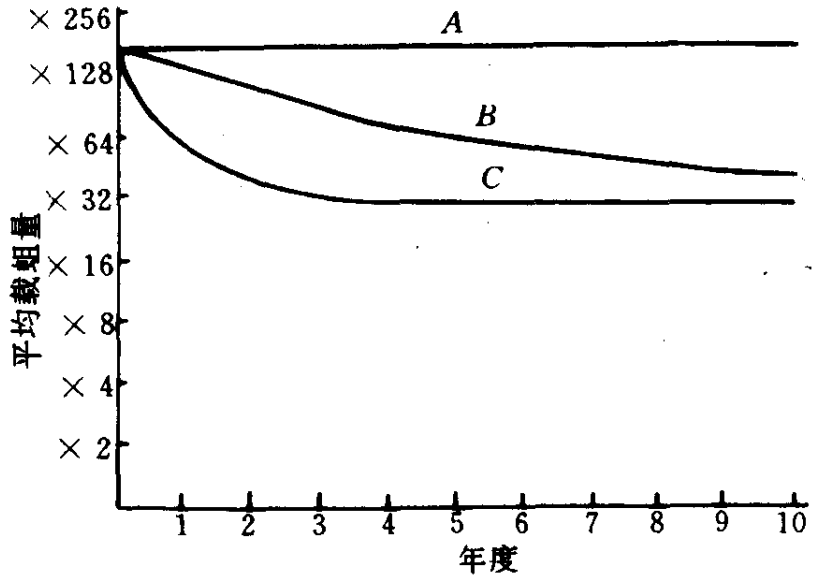


图 3　通过修正"标准"因素的控制效果，其中 A 代表把污染因素降到原来的五分之一；B 代表把钉螺或暴露因素降到原来的五分之一；C 代表经系统的医疗规划将蛆的平均寿命降到原来的五分之一。

我们把医疗看成是一种连续性的诊断和治疗计划，使得每人每年检查一次，再对阳性病例进行有效的治疗。这相当于将蛆的平均寿命从大约 3 年降到大约 6 个月，其中 6 个月是从受到感染到随后的治一般需要的时间。但考虑到事物总不是那么十全十美，我们实际上只将平均寿命降到原来的五分之一。这使平均载蛆量降到一个新的平衡高度（如曲线 C 所示），它与通过长期持续地控制钉螺或暴露因素所达到的高度不相上下，但达到这一新高度的时间要短得多，开始控制之后两到三年即可见到近乎完整的结果。然而，一个枝节问题表明，这种治疗并没有"公共保健的意义"，即它没有降低公众的感染率——在这一方案里它只降到原值的 83%，从而也就没能降低那些自己不去治疗者的危险性。这种效果相对较差的情况可以这样来解释：要把一般公众保护起来就得降低污染程度，而这本身是一种无效的措施。因此，如果医疗计划没有进行到接近消灭感染的地步，那么，它虽然使接受治疗者大受其益，但对其他人却毫无益处。按照这种说法，要使有限度的控制措施具有公众保健的意义，唯一的办法是控制钉螺因素。

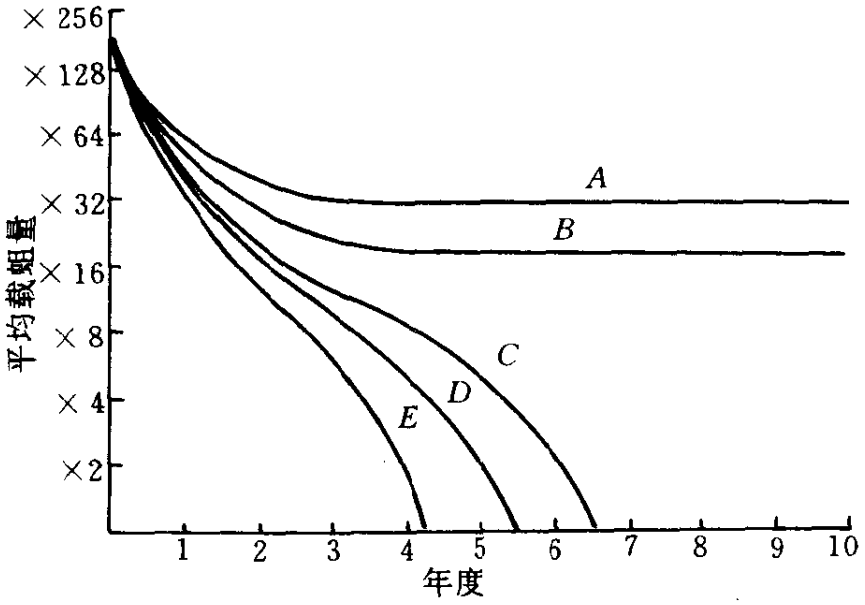


图 4　临界点。*A* 中的"标准"已经修改：采取医疗措施之后，蛆的寿命降到原来的 1/5. 再额外降低暴露因素或钉螺因素，使得总的传染因素在 *B* 中降到原来的 1/8.75，*C* 中降到 1/10，*D* 中降到 1/11.25，*E* 中降到 1/15. 削减的实际数值并没有多大意义，但 *B* 与 *C* 之间的微小差异，以及由这一小差异引出的一系列后果却具有重大意义。

上面这些措施都无法达到近似于临界点的平衡水平，所以就消灭感染而言效果甚微。下一组方案的目的是加强这些措施，直到越过临界点为止。为此，我们以图 3 中所说明的医疗方案为基础，但由于一般认为试图把医疗方案加强到超出所述标准的地步是不太现实的，所以我们通过额外降低暴露因素的办法来达到加强效果的目的。当然，额外增强对钉螺因素的控制也有同样的作用。这里，蛆的寿命已降到 1/5，外加暴露因素的下降，比如说降低一半，于是总的因素降到原来的 1/10. 在这基础上，我们试图将临界点分类。图 4 显示了这方面的结果，其中曲线 *A* 与图 3 中的医疗曲线相同；*B* 表示额外附加了控制、将总因素降到原值的 1/8.75，这也没有达到临界点，而且还在稍低处建立起新的平衡；*C* 表示将总因素降到原来的 1/10，也就是对前一种方案的实力略作加强，但它却越过了临界点，出现了拐弯，此后以急速加快的速度下降着。*D* 和 *E* 表示将总因素降到原来的 1/11.25 和 1/15，其结果与第

三条曲线原则上相同，只是时间因素略有差异。拐弯出现在平均载蛆量大约等于0.8的时候，将这个数与表Ⅰ相比可以看到，它相当于群落里的感染率大约为10%，但我们并不太注重这个定量的结论。重要的是，充分强烈的措施预期能越过临界点，之后功效急剧增大，并最终消灭感染。但若一种措施没有达到所需要的强度，即使只相差一丁点，就只能（有希望）降低感染的流行程度，仅此而已。

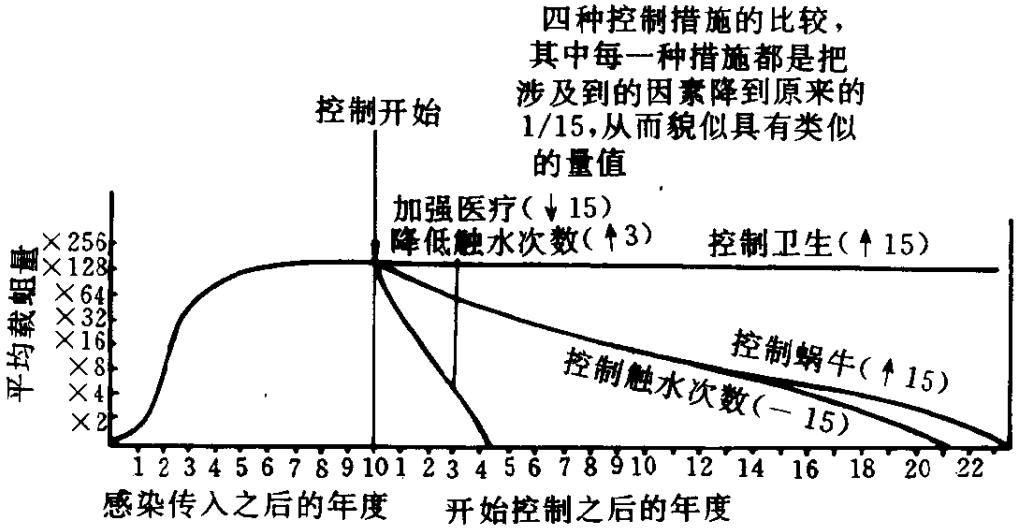


图5　蠕虫感染的起落。表示当传入的感染处于临界点之上方、又被加以控制时所出现的情况。这里的控制有如下四种貌似等价的方案：降低污染因素；降低钉螺因素；降低暴露因素；加强医疗、并以降低暴露因素或降低钉螺因素作补充。

在下面这一组如图5所示的方案里，我们对污染、钉螺、暴露因素或通过医疗对蛆的寿命因素作相同程度的削减，降到使其中某些方案至少能预期达到消灭感染的地步。另外，在采用医疗的办法来降低蛆的寿命时还辅之以降低暴露因素。所有这些方案在长达20年的时间里产生的效果在这里得到了检验，从而完善了上面的结论。将污染因素降到排泄物中只有1/15000触及水，这虽然已是相当高标准的卫生条件，但它在整个时期的效果仍微乎其微。控制钉螺因素和按触水情况控制暴露因素，其效果在感染衰减的大部分时期实质上是相同的，只是在后一阶段，控制暴露因素效果略强，从而使感染消失的时间略为提前。采取这两种方法都要20多年才能使感染最终消失，在这期

间还得一直采取有效的措施。另外，即使把控制措施加强到尽善尽美的地步，也只能使这一时间略有缩短，缩到 14 年或 15 年，其原因是我们假定蛆的平均寿命长达 3 年。相反，把系统的治疗与降低暴露因素或与控制钉螺因素结合起来，就效果甚速——开始之后 4 到 5 年即可看到最终的效果。

本图是通过翻版前面所述的标准因素而来的。由于它在我们看来概括了本文的全部内容，所以可以看成蠕虫感染的起落图。

讨论

“根据这些实验，必然得到这样一个结论：卫生条件的好坏对所研究的四种寄生虫感染没有显著的影响。”这是 Scott 和 Barlow(1938)在一项经典工作中的一段话。根据现在这项研究，同样可以得出卫生条件对感染没有影响这样一个必然的结论。换言之，它对于降低群落中的平均载蛆量没有显著的影响。所以，它作为主要的控制措施，实际上是毫无用处的，因为在任何群落里永远不可能达到绝对的卫生标准。由此也可看到，一旦感染有了根基，少量的污染就可使它维持下来，因而略带污垢的衣着所产生的污染量足以使它继续传播。但这并不是说在任何情况下卫生条件的改善都毫无意义。它与其它任何因素一样，对临界点的位置有同样大的影响。所以好的卫生条件既能降低传入感染的可能性又能增大其它措施的成功概率，这里的其它措施与卫生条件一起可能使感染达到了临界点。但是，控制“卫生疾病”的最好方法是多造厕所这一常识在这些方案里很难有立足之地。

降低与污水的接触频率是改善卫生条件的一种方法，效果明显得多。它主要是通过供应净水，促使人们不必经常使用天然水源。模型只考暴露因素的实际降低程度，但触水次数的减小也很可能大大减轻水本身的污染，即使对感染的衰减速度没有影响，也会进一步提高临界点，从而增大最终消灭感染的可能性。但是，降低暴露因素和降低钉螺因素无论在模型里还是在实践中，其效果都慢得让人近乎绝望。因此，任何可望在不长的时间内就见成功的措施都必须把可能是最有效的发现病例并加以治疗的方法包括进来。

然而，现在已不难想象，这样一种治疗措施如果作为单独的控制措施，看来极少能最终消灭感染，所以必须与其它某种措施结合起来使用。

临界点的存在性有一个强烈的含意，那就是控制措施应该非常强而有力。集中精力于充分的全面医疗措施，辅以控制钉螺因素，并供以净水，这样很可能有好的效果。这种做法可以先在一些相对说来不太大的区域实施，因

为早期再度传入感染的危险性相对来说比较小。另一方面，如果控制活动零零散散且局部地区还有漏洞，或者就像迄今为止所常用的那样，只依赖于单一的控制措施，那么其结果仅仅是使疾病有所减轻而已，根本不能指望最终消灭感染。过去的许多观察家和最近的 Forsyth 和 Bradley（待发表）以及 Forsyth 和 MacDonald（1965）都认为感染常常有一中心位置。把上述事实与这一结论合在一起，我们看到，在控制方案中，集中力量确定中心位置看来大有好处。

模型贬低了医疗措施的"公众保健意义"，这当然要将以下情况除外：即医疗措施既系统又正规，还以其它强有力的措施作补充，以越过临界点继而消灭感染为目的。在这种情况下，由于它可在不长的时间内达到效果，所以其意义是极其深远的。目前，控制措施的最大弱点是在药物治疗方面，主要应归咎于现时药物的不足与毒性。或许，在控制措施方面最有意义的研究工作将是研制没有这些缺点又能消灭血吸虫的药物了。

本文将寄主看成单个实体使得雄蛆和雌蛆可能相交于其中。但是，把寄主看成是一组分隔间，其中相配的可能性取决于是否相遇在同一分隔间，这很可能是一种更好的表示方法。如果在任一生态区域里都有可能对具有成对蛆的人所占的比例（"感染率"）和平均载蛆量估计出来，那么这里涉及到的不确定性是可以消除的。这方面工作的第一步是对若干个别的情况找出载蛆量与产卵量之间的关系。虽然有关传染数量特征的所有研究都有价值，但这一问题的研究对于全方位了解传播过程或许是最富有成果的一步。预期这不会改变这里提出的结论，但可使我们有可能估计出为消灭感染所需的环境因素的改进程度以及医疗方案的彻底程度。

尽管模型的建立过程中特别提到了血吸虫病，但它还是有一些适用于所有蠕虫感染的一般结论。在改进卫生条件的两项措施中，即降低污染物的传播程度和降低与受污染中间媒介的接触程度，后一种措施具有无与伦比的重要性。供应净水比建造公共厕所更为重要，这就像鞋子对于预防钩虫病的重要性一样，所以卫生政策的制定应以此为指导。一个控制方案要有很好的效果，就必须非常强而有力，如有必要还应该局限于某个小区域，但在这个小区域里必须采取所有可行的控制措施。这样一种方案很可能会完全成功，而把任何一个已经扫除感染的地区或群落保护起来并不会构成什么大问题。

附录

个数给定时的配对概率

如果雄雌幼虫的侵入概率相同且相互独立，又侵入幼虫的总数是偶数 n，那么一幼虫未经异性交配的概率是

$$\frac{n!}{\left(\frac{n}{2}!\right)^2 2^n} \tag{1}$$

所以交配的概率，即配对概率是

$$1-\frac{n!}{\left(\frac{n}{2}!\right)^2 2^n} \tag{2}$$

验证这一公式的最有效的办法是对任何 n，取 $(a+b)^n$ 的二项展开，并计算成对 a、b 的总数与表达式中的总项数之比。

侵入幼虫数是奇数时的概率等于前一个偶数的概率。

这些表达式对于任何 n 都成立。当 n 较小时，计算工作相对说来还容易；但当 n 很大时，计算却非常麻烦。还好我们可以用一个简化的表达式，它是通过将阶乘 $n!$ 的 stirling 逼近公式代入(2)得来的，近似等于

$$1-0.7979n^{-0.5} \tag{3}$$

在本文中，当 n 超过 10 时，就将利用这一近似公式视为合法，此时误差小于 5%，并且随后急速下降。

表 I 中对于直到 10 为止的数值是根据(2)算得的，而对于 10 以后的数值由(3)算得。

具有一定平均值的随机分布下的配对概率

如果某已知数量的幼虫按照一种随机的方式分布于某有限群落，使得每个个体的平均数为 m，那么群落中载有 0 个，1 个，2 个，3 个，…幼虫之个体所占比例可用如下 poisson 级数的相继诸项表示：

$$e^{-m}\left\{1+m+\frac{m^2}{2!}+\frac{m^2}{3!}+\cdots+\frac{m^n}{n!}\right\} \tag{4}$$

处于载有 0 个，1 个，2 个，3 个…幼虫之寄主身上的那些幼虫所占比例可表示为如下级数

$$\frac{e^{-m}}{m}\left\{0+m+\frac{2m^2}{2!}+\frac{3m^2}{3!}+\cdots+\frac{m^n}{(n-1)!}\right\} \tag{5}$$

的相继诸项。

用(1)的有关数值乘(5)的相继诸对(奇数项和偶数项),得未配对幼虫的大概比例:

$$\frac{e^{-m}}{m}\left\{(0+m)1+\left(\frac{m^2}{1}+\frac{m^3}{2!}\right)\left(\frac{2!}{1!1!2!^2}\right)+\left(\frac{m^4}{3!}+\frac{m^5}{4!}\right)\left(\frac{4!}{2!2!2^4}\right)\right.$$
$$\left.+\cdots+\left(\frac{m^n}{(n-1)!}+\frac{m^{n+1}}{n!}\right)\left(\frac{n!}{\left(\frac{n}{2}!\right)^2 2^n}\right)\right\} \tag{6}$$

略作化简,即得配对幼虫所占比例为:

$$1-e^{-m}\left\{1+\left(\frac{m}{1}+\frac{m^2}{2!}\right)\left(\frac{2!}{1!1!2!^2}\right)+\left(\frac{m^3}{3!}+\frac{m^4}{4!}\right)\left(\frac{4!}{2!2!2^4}\right)\right.$$
$$\left.+\cdots+\left(\frac{m^n}{n!}+\frac{m^{n+1}}{(n+1)!}\right)\left(\frac{n!}{\left(\frac{n}{2}!\right)^2 2^n}\right)\right\} \tag{7}$$

对任意的每人平均载蛆量,蛆的随机分布可由 poisson 分布来表示,表达式(7)给出了配对蛆所占的大概比例。为了当前的目的,我们把平均值取到 10 为止,这时 poisson 级数融合成为正态分布。对于更大的平均值,我们用表达式(3)。计算结果证明,这两者的误差是完全可以接受的。

由于我们把随机分布看成是所论感染的特征,所以表达式(7)或(3)要在所有的动态方程里出现,至于出现哪一个,则是依 m 的大小看哪个表达式更为合适来定。级数(7)无法用解析的方法来估计;若用手工方法进行一连串的计算则又过于烦锁,而它却是动态表达式中不断出现的重要成份,这是对其进行快速估计或计算的主要障碍。鉴于此,当平均值为 10 时,我们已将(7)自动改为(3)以适合计算机的计算,这一改动既是计算表Ⅱ第 1 列的主程序,也构成了以后计算其它表达式的子程序。

具有配对蛆之寄主的比例

对于已知数量的 n 个雄雌幼虫或蛆,如果性别是随机分布的,则它们全部同性的概率是

$$2^{(1-n)} \tag{8}$$

因此有一对或多对的概率是

$$1-2^{(1-n)} \tag{9}$$

象前面的情况一样,若幼虫随机地分布于群体,而且我们希望知道群体中有或没有成对蛆之寄主的大概比例,则必须将表达式(8)与 poisson 级数(4)结

合起来，从而得出具有一对或多对蛆之寄主的大概比例：

$$1 - e^{-m}\left\{1 + m + \frac{m^2}{2!2} + \frac{m^3}{3!2^2} + \cdots + \frac{m^n}{n!2^{n-1}}\right\} \qquad (10)$$

这是表 I 第 2 列的基础。第 3 列可直接由 *poisson* 级数求得。

血吸虫病模型

考虑某生态区域里的感染过程，其中群体均匀地分布着，总数为 P. 他们具有正规的生活习惯，每人每天平均触水 E 次。经他们传出的卵中接触到水的占某个固定的比例 c. 水中钉螺寄主的密度是每一米长的水岸有 S 个，而区域内水岸的总长度是 L. 水中毛蚴遇上并刺入钉螺的可能性是

$$(1 - e^{-0.15}) \qquad (11)$$

这是 *Chernin* 和 *Donovan*(1962)经过对毛蚴行为的深入研究之后合乎情理地主张使用的概率。

然后，传染过程可分为四个步骤：钉螺所受的感染率；幼虫在受感染钉螺体内的繁殖；因此而出现的人所受的感染率；以及人群中感染的生长。

钉螺的接种率依赖于如下一些因素：区域里人的总数、平均载蛆量以及蛆中能繁殖者所占的比例；随粪便排出的卵中接触到水的那些卵所占的比例；普通毛蚴接触到钉螺并产生效果的可能性；以及这些毛蚴分布于其中的钉螺总数。

在这些因素中，平均载蛆量和配对蛆的比例在任一方案里都是变量，所以必须分开加以表示，写成 $m\alpha$，其中 α 是(7)所表示的 m 的函数。除了这两个因素之外，其余因素都是参数，在任一固定的方案里通常保持不变。但群体的大小、卵中触及水者所占的比例以及钉螺的总数都可因方案的不同而不同。这些因素按照一次乘积的方式一起出现，所以为简单计，用单个符号来表示。但为了进一步的简化，我们在这个乘积里把另一个因素，即受感染钉螺活到产出尾蚴的概率也包括进来，再称这个乘积为 B. 于是，总感染率为 $Bm\alpha$.

钉螺感染率的表示方法很象蚊子对疟疾狍子虫的感染率。如果 p 是钉螺活过一天的概率，则这一感染率是

$$\frac{Bm\alpha}{Bm\alpha - \log_e p} \qquad (12)$$

受感染钉螺体内的繁殖速度，除了依赖于其感染率之外，还依赖于钉螺的总数、一个受感染钉螺的日平均尾蚴产量以及钉螺处于感染状态的时间。

感染率和钉螺处于感染状态的时间已在(12)中作了考虑，所以剩下只有钉螺总数和尾蚴产量两个因素。可是，繁殖的概率跟人与水的接触频率和尾蚴依附并刺入钉螺的生物效率有关系，随着这两个因素的减小而减小。这一组因素仍然包括了在任一方案里者固定不变的钉螺密度和人与水的接触频率两个因素，但其中并没有内部可变的因素。合成的概率又是一个一次积，以下记之为 A，可通过对上面提到的两个参数的修改对其作调整。

于是、人所受的感染率是

$$h = \frac{ABn\alpha}{Bm\alpha - log_e p} \tag{13}$$

重复感染是这里的规律。在一个不考虑寄主迁居的简单模型里，我们可以把以前用于疟疾之重复感染的基本导数移植到这里，得到

$$\frac{dm}{dt} = h - rm \tag{14}$$

$$= \frac{ABn\alpha}{Bm\alpha - \log_e p} - rm \tag{15}$$

但是，跟疟疾的情况不一样，这里的导数并不随 h 与 r 之比的变化而变化，它表示单位时间里平均载蚴量的变化。

通过检查可以发现，这个式子的积分有个上界 L_m，还有一个使导数符号发生变化的下界拐点。由于 α 的表达式很复杂，所以精确计算上界和拐点是不可能的，不过还是可以得到下面的近似值。其中上界是

$$L_m = \frac{A}{r} - \frac{(-\log_e p)}{B} \tag{16}$$

曲线通过拐点时，

$$\alpha = \frac{r(-\log_e p)}{AB} \tag{17}$$

虽然我们无法用解析工具来证时这些结论，但通过对一大批参数可在大范围里变化的方案的计算，结果都不容置疑地表明上界和拐点是存在的，并且数值就如(16)，(17)所示。所以不要求有很高的精确度时可以用这两个公式。

拐点就是文中所述的临界点。根据(17)，我们注意到拐点对包括 B 在内的四个因素的依赖程度是相同的。水中粪便污染量是其中的一个因素，这就解释了如下的断言：虽然卫生条件对平衡位置没有影响，但它对临界点的影

响却相当大，因而对其它控制措施有支持作用。

参考文献

FORSYTH, D. M. & BRADLEY, D. J. *Bull. World Hlth. Org.* In press.

——&MACDONALD, G. (1965). *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg*, 59, 171.

HAIRSTON, NELSON G. (1962). CIBA Foundation Symposium on Bilharziasis, P. 36.

MACDONALD, G. (1957). *The Epidemiology and Control of Malaria*. London: Oxford University Press.

PESIGAN, T. P. et al. (1958). *Bull. World Hth Org*, 18, 481.

SCOTT, J. A. &BARLOW, C. H. (1938), *Amer, J. Hyg.*, 27, 619.

WHO Expett Committee on Bilharziasis, 3rd Report (1965). *World Hlth. Org. Tech. Rep. Ser.*, *No.* 299.

参 考 文 献

[1]M. Abromowitz and I. A. stegun, *Handbook of Mathematical Functions*. New York: Dover, 1958.

[2]M. K. leyton, " Stochastic models in populations of helminthic parasites in the definitive host. II. Sexual mating functions, " *Math. Biosci*, vol. 3, pp. 413—419, 1968.

[3]G. MacDonald, "The dynamic of helminth infections, with special reference to schistosomes, " *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. and Hyg.*, vol 59, no. 5, 1965.

[4]I. Nasell and W. M. Hirsch, "Amathematical model of some helminth infections, " *Com. Pure Appl. Math.*, vol. 25, pp. 459—478, 1972.

第 7 章

淋病扩散模型

Martin Braun*

在当今美国危害较大的传染性疾病中，淋病居于首位。每年报导的淋病病例比梅毒、麻疹、流行性腮腺炎和传染性肝炎的病例总和还要多。公共卫生官员们估计，每年染上淋病的美国人已超过250万。这种疾病会使人痛苦不堪，又极为危险，它是由淋球菌引起的，并通过性接触逐人传播。感染上此病几天过后，生殖器周围通常又痒又烫，排尿时尤甚。差不多在同一时期，又会出现一种男性看得到女性可能看不到的排泄物。受感染的妇女，即使在疾病已对体内造成严重损害的情况下，也可能没有容易辨认的症状。淋病只能用抗生素（通常是青霉素）治疗，但若要使它对身体不造成严重损害，治疗必须极早进行。淋病如不加治疗，就会引起失眠、不育、关节炎、心力衰竭并最终导致死亡。

本章我们要对淋病扩散建立数学模型。由于淋病的感染期通常很长，而孵卵期很短（3—7 天），所以我们的工作可以大大简化。在模型里，我们假定个体染上淋病后就立即受感染。另外，对于得过淋病、业已康复的那些个体，淋病对他们没有任何免疫作用。也

* Department of Mathematics, Queens College, Flushing, NY11367.

就是说，紧继康复之后，个体又是易受感染的。所以，我们把群体中性欲强烈又无节制的那部分分为两组，一组是易受感染者，另一组是患者。假设在时刻 t，$c_1(t)$ 为男性性乱者总数，$c_2(t)$ 为女性性乱者总数，$x(t)$ 男性患者总数，$y(t)$ 为女性患者总数。那么易受感染的男性总数和易受感染的女性总数分别为 $c_1(t)-x(t)$ 和 $c_2(t)-y(t)$. 我们假定淋病的扩散受约于如下的规则：

(1)男性患者被治愈的的速率与其总数成比例，比例常数为 a_1，女性患者被治愈的速率与其总数成比例，比例常数为 a_2. 常数 a_1 必大于 a_2，这是因为男性患者很快就有痛苦的症状，因而会马上去寻求治疗。另一方面，女性患者通常没有症状，因而受感染的时间要长得多。

(2)男性群体中新增患者的速率与男性易受感染者和女性患者的总数成比例，比例常数为 b_1. 同样，女性群体中新增患者的速率与女性易受感染者和男性患者的总数成比例，比例常数为 b_2.

(3)男性性乱者总数和女性性乱者总数都保持不变，分别为常数 c_1 和 c_2.

从规则(1)—(3)马上得到

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= -a_1x + b_1(c_1 - x)y \\ \frac{dy}{dt} &= -a_2y + b_2(c_2 - y)x \end{aligned} \qquad (1)$$

注　方程组(1)只考虑由异性间的性接触引起的淋病病例，至于同性间的性接触(假定同性恋和异性恋不会相互影响)，我们放在练习 5 和练习 6 讨论。目前，由同性恋引起的淋病病例在总病例中所占比例很小。令人惊呀的是，对于梅毒病例，这种情况就完全相反了。事实上，在 1973 年；罗得岛所报导的所有梅毒病例中，至少有 90% 是由同性恋引起的。(这个数并不象初看起来那么令人吃惊。人在感染了梅毒之后的 10—90 天内，在细菌进入体内的地

方通常有疳溃疡。一个因与患者从事无聊的性交而染上梅毒的同性恋者在其直肠处往往有疳溃疡。很自然，这个人是不愿意寻求医疗的，因为那样的话，他就得公开他在搞同性恋。而且，由于疳溃疡通常没有痛苦，几天过后就会消失，所以他也不会为之着急。另一方面，淋病的症状相当明显而又痛苦，所以同性恋者会马上去寻求治疗，而且由于淋病的症状出现在生殖器周围，他不必公开他本人是同性恋者。）

分析微分方程组(1)的第一步是证明该方程组是合理的。具体地说，我们必须证明 $x(t)$，$y(t)$ 永远不会变负，而且分别永远不会超过 c_1 和 c_2. 这时引理 1 和引理 2 的内容。

引理 1　如果 $x(t_0)$ 和 $y(t_0)$ 是正的，则对一切 $t\geqslant t_0$，$x(t)$，$y(t)$ 也都是正的。

引理 2　如果 $x(t_0)$ 小于 c_1，$y(t_0)$ 小于 c_2，则对一切 $t\geqslant t_0$，$x(t)$ 小于 c_1，$y(t)$ 小于 c_2.

引理 1 的证明　假定引理 1 是错的。设 $t^*>t_0$ 是第一个使得 x 或 y 为零的那个时刻。不妨设 x 先取零值。计算(1)的第一个方程右边在 $t=t^*$ 处的值得到 $\dot{x}(t^*)=b_1c_1y(t^*)$. 这个数是正或负的。（注意 $y(t^*)$ 不可能等于零，因为 $x=0$，$y=0$ 是(1)的一个平衡解。）因此，对于接近于 t^* 而又小于 t^* 的 t，$x(t)$ 小于零，但这与 t^* 是第一个使得 $x(t)$ 等于零的时刻矛盾。若 $y(t^*)=0$，我们可以得到同样的矛盾。所以对于 $t\geqslant t_0$，$x(t)$ 和 $y(t)$ 都为正。

引理 2 的证明　假定引理 2 不真。设 $t^*>t_0$ 是第一个使得 $x=c_1$ 或 $y=c_2$ 的时刻。不妨设 $x(t^*)=c_1$. 计算(1)的第一个方程右边在 $t=t^*$ 处的值得到 $\dot{x}(t^*)=-a_1c_1$. 这个数是负的。因此，对于接近于 t^* 又小于 t^* 的 t，$x(t)$ 大于 c_1，但这与 t^* 是使得 $x(t)$ 等于 c_1 的第一个时刻矛盾。若 $y(t^*)=c_2$，我们可以得到同样的矛盾。所以对于 $t\geqslant t_0$，$x(t)$ 小于 c_1，$y(t)$ 小于 c_2.

证明了方程组(1)是淋病的合理模型后，我们现在来看它对这

种疾病将来的发展情况能作什么预言。淋病将如图 7.1 的数据所表明的那样迅速扩散而无法控制呢？还是最终平稳下来？下面这个流行病学中极为重要的定理回答了这个问题。

定理 (a)假如 a_1a_2 小于 $b_1b_2c_1c_2$，则(1)的满足 $0<x(t_0)<c_1$，$0<y(t_0)<c_2$ 的每个解 $x(t)$，(t) 当 t 趋于无穷时趋于平衡解：

$$x=\frac{b_1b_2c_1c_2-a_1a_2}{a_1b_2+b_1b_2c_2},\quad y=\frac{b_1b_2c_1c_2-a_1a_2}{a_2b_1+b_1b_2c_1}$$

换言之，男性患者总数和女性患者总数最终要平稳下来。

(b)假如 a_1a_2 大于 $b_1b_2c_1c_2$，则(1)的满足 $0<x(t_0)<c_1$，$0<y(t_0)<c_2$ 的每个解 $x(t)$，$y(t)$ 当 t 趋于无穷时趋于零。换言之，淋病最终会消失。

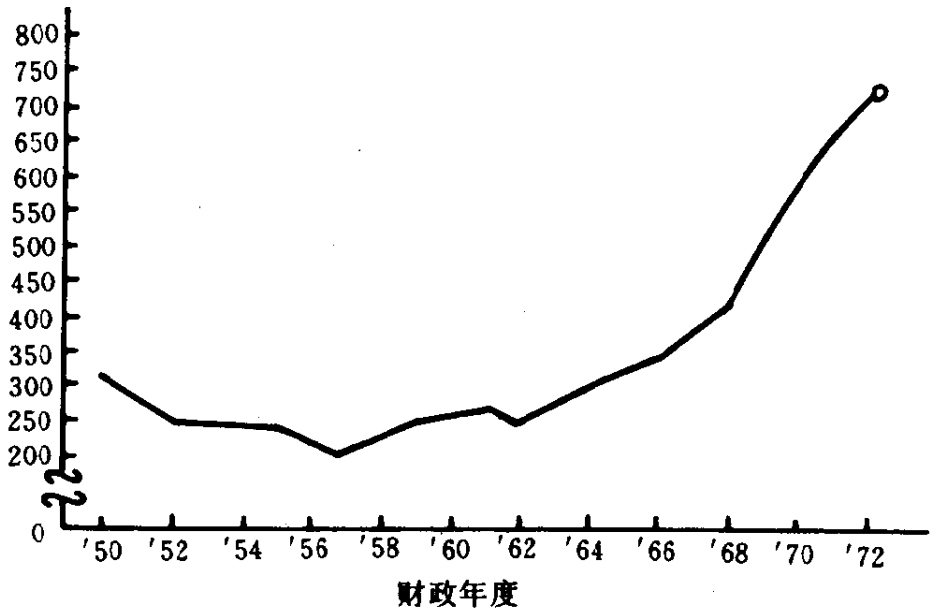


图 7.1　1950—1973 年报导过的淋病病例数(单位：千人)

证明的第一步是把矩形 $0<x<c_1$，$0<y<c_2$ 分成若干区域，使得在每个区域里 dx/dt，dy/dt 都有固定的符号。这可以用下面的方法来实现：在(1)中令 $dx/dt=0$，并把 y 当作 x 的函数求解所得方程，得

$$y=\frac{a_1x}{b_1(c_1-x)}\equiv\varphi_1(x).$$

同样，在(1)中令 $dy/dt=0$，得

$$x=\frac{a_2y}{b_2(c_2-y)}，或\ y=\frac{b_2c_2x}{a_2+b_2x}\equiv\varphi_2(x).$$

我们先注意到 $\varphi_1(x)$ 和 $\varphi_2(x)$ 都是 x 的单调递增函数；当 x 趋向于 c_1 时，$\varphi_1(x)$ 趋于无穷；当 x 趋于无穷时，$\varphi_2(x)$ 趋于 c_2. 其次，我们注意曲线 $y=\varphi_1(x)$ 和 $y=\varphi_2(x)$ 相交于(0,0)和(x_0,y_0)，其中

$$x_0=\frac{b_1b_2c_1c_2-a_1a_2}{a_1b_2+b_1b_2c_2},\ y_0=\frac{b_1b_2c_1c_2-a_1a_2}{a_2b_1+b_1b_2c_1}$$

再次，注意在 $x=0$ 处，$\varphi_2(x)$ 增加得比 $\varphi_1(x)$ 快，这是因为

$$\varphi_2(0)=\frac{b_2c_2}{a_2}>\frac{a_1}{b_1c_1}=\varphi_1(0).$$

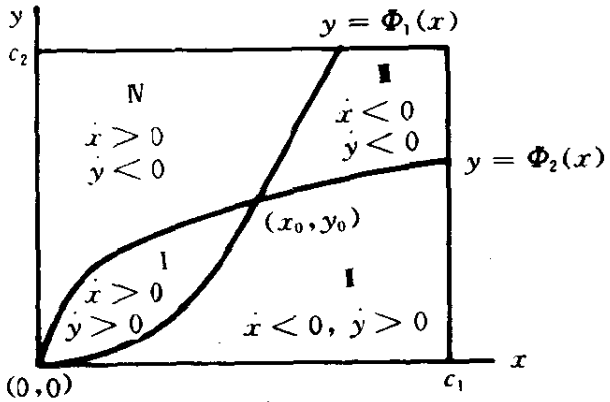


图 7.2

因此，对于 $0<x<x_0$，$\varphi_2(x)$ 位于 $\varphi_1(x)$ 的上方；对于 $x_0<x<c_1$，$\varphi_2(x)$ 位于 $\varphi_1(x)$ 的下方，如图 7.2 所示。又(x_0,y_0)是(1)的平衡点，因为当 $x=x_0$，$y=y_0$ 时，dx/dt 和 dy/dt 均为零。

最后，注意 dx/dt 在位于曲线 $y=\varphi(x)$ 上方的任何一点(x,y)处都为正，在位于该曲线下方的任何一点(x,y)处都为负。同样，dy/dt 在位于曲线 $y=\varphi_2(x)$ 上方的任何一点(x,y)处都为正，在位

于该曲线下方的任何一点(x,y)处均为负。因此，曲线$y=\varphi_1(x)$和$y=\varphi_2(x)$把矩形$0<x<c_1, 0<y<c_2$分为四个区域，在这四个区域里，dx/dt和dy/dt都有固定的符号(见图7.2)。

在此基础上，我们需要下面四个引理。

引理3 (1)的任一解$x(t),y(t)$，若在时刻$t=t_0$从区域I出发，则在将来的任一时刻$t\geqslant t_0$仍保持在这一区域里，而且当t趋于无穷时趋于平衡解$x=x_0, y=y_0$.

证明 假如(1)的解$x(t),y(t)$在时刻$t=t^*$离开区域I，则或者$\dot{x}(t^*)$为零，或者$\dot{y}(t^*)$为零，因为(1)的解离开区域I的唯一办法是跨越曲线$y=\varphi_1(x)$或曲线$y=\varphi_2(x)$. 假定$\dot{x}(t^*)=0$，对(1)的第一个方程两边关于t求导，并令$t=t^*$，得

$$\frac{d^2x(t^*)}{dt^2}=b_1(c_1-x(t^*))\frac{dy(t^*)}{dt}.$$

这个数是正的，因为$x(t^*)$小于c_1，而且在曲线$y=\varphi_1(x), o<x<x_0$上dy/dt是正的。因此$x(t)$在$t=t^*$达到最小值。但这是不可能的，因为当$x(t),y(t)$处于区域I时，$x(t)$是增函数。同样，如果$\dot{y}(t^*)=0$，则

$$\frac{d^2y(t^*)}{dt^2}=b_2(c_2-y(t^*))\frac{dy(t^*)}{dt}.$$

这个数是正的，因为$y(t^*)$小于c_2，而且在曲线$y=\varphi_2(x). 0<x<x_0$上dx/dty为正。因此$y(t)$在$t=t^*$处达到最小值。但这是不可能的，因为当$x(t),y(t)$处于区域I时，$y(t)$是增函数。

上述讨论说明，(1)的任一解$x(t),y(t)$，若在时刻$t=t_0$从区域I出发，则在将来的任一时刻$t\geqslant t_0$仍保持在区域I里。因此，只要$x(t)<x_0, y(t)<y_0, x(t), y(t)$就是$t\geqslant t_0$的单调递增函数。因此，当$t$趋于无穷时，$x(t)$和$y(t)$分别有极限$\zeta$和$\eta$. 这又表明$(\zeta,\eta)$是(2)的一个平衡点。再从图7.2容易看出，(1)的平衡点只有$(0,0)$和(x_0,y_0). 但由于$x(t),y(t)$都是时间的单调递增函数，$(\zeta,$

$\eta)$不可能等于$(0,0)$. 因此,$(\zeta,\eta)=(x_0,y_0)$,这就证明了引理。

引理4 (1)的任一解$x(t),y(t)$,如果在时刻$t=t_0$从区域Ⅲ出发,则在将来的任一时刻仍保持在这一区域并最终趋于平衡解$x=x_0,y=y_0$.

证明 完全与引理3一样(见练习1)。

引理5 (1)的任一解$x(t),y(t)$,若在时刻$t=t_0$从区域Ⅱ出发,且在将来的任一时刻仍保持在这一区域,则当t趋于无穷时,$x(t),y(t)$趋于平衡解$x=x_0,y=y_0$.

证明 如果(1)的一个解$x(t),y(t)$对于$t\geqslant t_0$都处于区域Ⅱ,则当$t\geqslant t_0$时,$x(t)$单调下降,$y(t)$单调上升。另外,对于$t\geqslant t_0$,$x(t)$为正,$y(t)$小于c_2. 因此,当t趋于无穷时,$x(t)$和$y(t)$分别有极限ζ和η. 这又表明(ζ,η)是(1)的一个平衡点。再由于$y(t)(t\geqslant t_0)$是增函数,(ζ,η)必不等于$(0,0)$. 所以$(\zeta,\eta)=(x_0,y_0)$,这就证明了引理5.

引理6 (1)的任一解$x(t),y(t)$,若在时刻$t=t_0$从区域Ⅳ出发,且在将来的任一时刻仍保持在区域Ⅳ,则当t趋于无穷时,$x(t),y(t)$趋于平衡解$x=x_0,y=y_0$.

证明 与引理5完全相同(见练习2)。

现在我们可以来证明前面的定理了。

定理的证明 (a)引理3和引理4表明,在时刻$t=t_0$从区域Ⅰ或Ⅲ出发的(1)的任一解$x(t),y(t)$当t趋于无穷时必定趋于平衡解$x=x_0,y=y_0$. 同样,引理5和引理6表明,从区域Ⅱ或Ⅳ出发,并在将来的任一时刻都保持在这两区域的(1)的任一解$x(t),y(t)$必趋于平衡解$x=x_0,y=y_0$。再注意到(1)的解$x(t),y(t)$一旦离开了区域Ⅱ或Ⅳ,它就必定要跨越曲线$y=\varphi_1(x)$或$y=\varphi_2(x)$,而且紧接着进入区域Ⅰ或Ⅲ. 因此,从区域Ⅱ或Ⅳ内或曲线$y=\varphi_1(x)$或$y=\varphi_2(x)$上出发的(1)的任一解$x(t),y(t)$必定也趋于平衡解$x(t)=x_0,y(t)=y_0$.

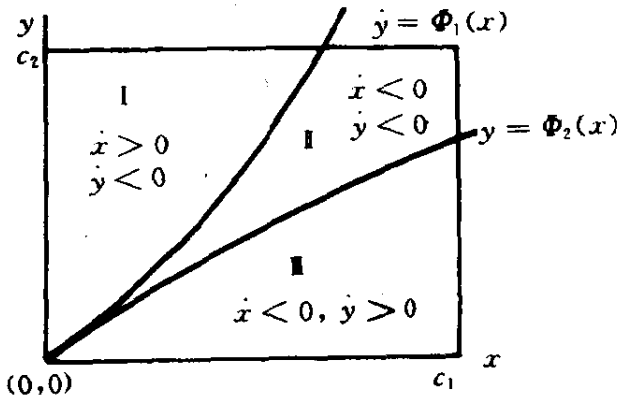


图 7.3

(b)证法 1. 如果 a_1a_2 大于 $b_1b_2c_1c_2$，则曲线 $y=\varphi_1(x)$ 和 $y=\varphi_2(x)$ 具有图 7.3 所画的形状。在区域 Ⅰ，dx/dt 为正，dy/dt 为负；在区域 Ⅱ，dx/dt 和 dy/dt 均为负；在区域 Ⅲ，dx/dt 为负，dy/dt 为正。容易证明(见练习 3)，(1)的任一解 $x(t)$，$y(t)$，若在时刻 $t=t_0$ 从区域 Ⅱ 出发，则在将来的任一时刻都必定保持在这一区域里，而且当 t 趋于无穷时趋于平衡解 $x=0$，$y=0$. 也不难证明，(1)的解 $x(t)$，$y(t)$，若在时刻 $t=t_0$ 从区域 Ⅰ 或 Ⅲ 出发，则必定要跨越曲线 $y=\varphi_1(x)$ 或 $y=\varphi_2(x)$，而且紧接着进入区域 Ⅱ (见练习 4). 因此，满足 $0<x(t_0)<c_1$ 和 $0<y(t_0)<c_2$ 的(1)的每个解当 t 趋于无穷时必定趋于平衡解 $x=0$，$y=0$.

证法 2. 我们要说明怎样用 Poincare－Bendixson 定理* 来给出(b)的一个漂亮证明。注意到微分方程组(1)可以写成

$$\frac{d}{dt}\begin{bmatrix}x\\y\end{bmatrix}=\begin{bmatrix}-a_1 & b_1c_1\\ b_2c_2 & -a_2\end{bmatrix}\begin{bmatrix}x\\y\end{bmatrix}-\begin{bmatrix}b_1xy\\b_2xy\end{bmatrix} \tag{2}$$

所以(2)的平衡解 $x=0$，$y=0$ 的稳定性依如下线性化了的方程组之平衡解 $x=0$，$y=0$ 的稳定性而定：

---

* Martin Braun. Diffevential Equations and Their Applications. New York: Springer－Verlag, 1975, 4.8 节。

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\begin{bmatrix}x\\y\end{bmatrix}=A\begin{bmatrix}x\\y\end{bmatrix}=\begin{bmatrix}-a^1 & b_1c_1\\ b_2c_2 & -a_2\end{bmatrix}\begin{bmatrix}x\\y\end{bmatrix}$$

矩阵 A 的特征多项式为

$$\lambda^2-(a_1+a_2)\lambda+a_1a_2-b_1b_2c_1c_2$$

它的两个根是

$$\lambda=\frac{-(a_1+a_2)\pm[(a_1+a_2)^2-4(a_1a_2-b_1b_2c_1c_2)]^{1/2}}{2}.$$

容易验证这两个根都是实数，而且是负的，所以(2)的平衡解 $x=0,y=0$ 是渐近稳定的。因此，从充分靠近原点 $x=y=0$ 处出发的(1)的任一解 $x(t),y(t)$ 当 t 趋于无穷时趋于原点。现在假定(1)的解 $x(t),y(t)$ 满足 $0<x(t_0)<c_1,0<y(t_0)<c_2$，但当 t 趋于无穷时并不趋于原点。根据前面的说明，这个解与原点必定始终保持着某一最短的距离。因此，它在 $t\geqslant t_0$ 时的轨线位于 $x-y$ 平面上一有界区域，且该区域不含(1)的平衡点。所以，根据 Poincare—Bendixson 定理，其轨线螺旋式地上升，最终变成(1)的某周期解的轨线。但是，微分方程组(1)在第一象限 $x\geqslant0,y\geqslant0$ 没有周期解，这时由于当 x 和 y 都非负时，*

$$\frac{\partial}{\partial x}[-a_1x+b_1(c_1-x)y]+\frac{\partial}{\partial y}[-a_2y+b_2(c_2-y)x]$$

$$=-(a_1+a_2+b_1y+b_2x)$$

严格为负。因此，满足 $0<x(t_0)<c_1,0<y(t_0)<c_2$ 的每个解当 t 趋于无穷时趋于平衡解 $x=0,y=0$.

要估计系数 a_1,a_2,b_1,b_2,c_1,c_2 的值是相当困难的。事实上，对于表示女性感染期的平均长度的 a_2（a_1 同样可解释为男性感染期的平均长度），那怕是作粗略的估计也是不可能的，原因是多数女性没有症状。因此，女性感染期短时可以短到只有一天，长时可以

---

* 见作者写的教材《Differential Equations and Their Applications》(Springer—Verlag,1975)4.8 节问题 11.

远远超出一年。但是，从公众健康方面的数据查明 a_1a_2 是否小于 $b_1b_2c_1c_2$ 还是有可能的，下面来看怎么做到这一点。注意条件 $a_1a_2<b_1b_2c_1c_2$ 等价于

$$1<\left[\frac{b_1c_1}{a_2}\times\frac{b_2c_2}{a_1}\right]$$

b_1c_1/a_2 可看成在每个男性都是易受感染者的情况下，一个女性患者在其感染期里平均接触的男性个数。同样，b_2c_2/a_1 可看成在每个女性都是易受感染者的情况下，一个男性患者在其感染期里平均接触的女性个数。b_1c_1/a_2 和 b_2c_2/a_1 分别称为女性极大接触率和男性极大接触率。这样，定理就可以解释为：

(a)如果男性极大接触率和女性极大接触率的乘积大于 1，则淋病将趋于非零的稳定状态。

(b)如果男性极大接触率和女性极大接触率的乘积小于 1，则淋病会最终消失。

1973 年，一个男性患者在其感染期内平均接触的女性个数为 0.98；而一个女性患者在其感染期内平均接触的男性个数为 1.15. 这两个数分别作为男性极大接触率和女性极大接触率的近似值，其近似程度是很好的。另外，这两个数的乘积不超过男性极大接触率和女性极大接触率的乘积。(男性患者和女性患者在其感染期内的接触次数略小于男性极大接触率和女性极大接触率。但实际接触次数常大于一个患者所报告的次数。)1.15 与 0.98 的乘积为 1.0682. 所以淋病将最终趋于非零的稳定状态。

注 我们的淋病模型是颇为粗糙的，因为它把所有的男性性乱者和所有的女性性乱者混为一谈，而不管他们的年龄大小。如果把男性群体和女性群体按年龄分组，再计算每一组里患者的变化情况，这样就可以得到一个更为精确的模型。这项工作最近已经完成，但分析起来非常困难，无法在这里详述。我们只提一下，可以得到一个与上述定理完全类似的结果：或者在每个年龄组里淋病消

失，或者在每个年龄组里病例数趋于一个正常数。

练　习

在练习 1 和 2 我们假定 $a_1a_2<b_1b_2c_1c_2$.

1. (a)假定(1)的一个解 $x(t)$，$y(t)$在时刻 $t=t^*$ 跨越曲线 $y=\varphi_1(x)$ 或 $y=\varphi_2(x)$ 而离开图 7.2 的区域Ⅱ. 试证 $x(t)$和 $y(t)$中必有一个在 $t=t^*$ 处达到最大值。由此，再证明这是不可能的。因此可以得到这样的结论：(1)的解 $x(t)$，$y(t)$ 如果在时刻 $t=t_0$ 从区域Ⅱ出发，则在将来的任一时刻 $t\geqslant t_0$ 仍保持在区域Ⅱ.

   (b)利用(a)的结论证明：从区域Ⅱ出发的(1)的任一解 $x(t)$，$y(t)$ 当 t 趋于无穷时有极限 ζ,η. 然后再证明 (ζ,η) 必等于 (x_0,y_0).

2. 假定(1)的解 $x(t)$，$y(t)$ 对于每一时刻 $t\geqslant t_0$ 都落在图 7.2 的区域Ⅳ. 试证 $x(t)$，$y(t)$ 当 t 趋于无穷时分别有极限 ζ,η. 由此再证明 (ζ,η) 等于 (x_0,y_0).

在练习 3 和 4 我们假定 $a_1a_2>b_1b_2c_1c_2$.

3. 假定(1)的解 $x(t)$，$y(t)$ 在时刻 $t=t^*$ 跨越曲线 $y=\varphi_1(x)$ 或 $Y=\varphi_2(x)$ 而离开图 7.3 的区域Ⅰ. 证明 $x(t)$ 或 $Y(t)$ 在 $t=t^*$ 处达到最大值。再据此证明这是不可能的。因此我们得到结论：(1)的解 $x(t)$，$y(t)$ 如果在时刻 $t=t_0$ 从区域Ⅰ出发，则在将来的任一时 $t\geqslant t_0$ 仍保持在区域Ⅰ.

4. (a)假定(1)的解 $x(t)$，$y(t)$ 在每一时刻 $t\geqslant t_0$ 都位于图 7.3 的区域Ⅰ或Ⅱ. 证明 $x(t)$和 $y(t)$ 当 t 趋于无穷时分别有极限 ζ,η.

   (b)证明 $(\zeta,\eta)=(0,0)$.

   (c)如果 $x(t)$，$y(t)$ 在所有的时刻 $t\geqslant t_0$ 都保持在区域Ⅰ或Ⅱ，证明 (ζ,η) 不可能等于 $(0,0)$.

   (d)证明从曲线 $Y=\varphi_1(x)$ 或曲线 $y=\varphi_2(x)$ 上出发的(1)的任一解 $x(t)$，$y(t)$ 立即进入区域Ⅰ.

5. 假定 $a_1a_2<b_1b_2c_1c_2$. 直接证明(1)的平衡解 $x=x_0$，$y=y_0$ 是渐近稳定的。当心，计算工作是极为繁重的。

6. 假定同性恋者的总数是不随时间而变的常数，记此常数为 c. 设 $x(t)$ 为在时刻 t 患有淋病的同性恋者之总数。再假定同性恋者中，淋病被治愈的比例为 α_1，新增患者的速率为 $\beta_1(c_1-x)x$，*

---

* 此处的 c_1 与本题中两处 c 似应一致。——译注

(a)证明 $\dot{x}=-\alpha_1 x+\beta_1 x(c-x)$.

(b)当 t 趋于无穷时，$x(t)$会怎样变化。

7. 假定同性恋者的总数 $c(t)$按照逻辑律 $\dot{c}=c(a-bc)$增长，其中 a,b 是正常数。又记 $x(t)$为在时刻 t 患有淋病的同性恋者之总数，并假定 $\dot{x}=-\alpha_1 x+\beta_1 x(c-x)$. 试问当 t 趋于无穷时，$x(t)$会怎么变化。

教 师 参 考

目的 证明淋病的发病率最终会稳定下来变成一个常数值。

预备知识 微分方程概念，平衡点概念，微积分。

时间 一到两次课。

第 8 章

DNA、RNA 和随机交配：乘法原理的简单应用

Helen Marcus—Roberts *

1. 引　　言

数学的简单应用有时可使我们看透一些有趣的生物现象。我们考虑乘法原理为例。用简单的计数方法对各种潜在的可能性进行计数有助于我们更深入地理解自然界的千姿百态以及人与人之间的千差万别。

我们要回答的问题有：要完全达到一个成年人的细胞总数必须进行多少次细胞分裂(有丝分裂)?RNA 的基本密码为什么由三个基组成? 有性繁殖的生物体为什么这么千差万别? 有机体发育成为能正常运行的机体所需要的所有信息怎样贮存在一个细胞里? 怎样用随机交配来解释同一家庭的不同成员之间存在着很大的差异?我们将看到，对可能出现的各种情况加以计数即可回答这些问题。这些可能的情况可用简单的计数原理——乘法原理，进行

* Department of Mathematics and Computer Science. Montclair State College. Upper Montclair, NJ07043.

计数。

2. 乘法原理

2.1 原理

计数原理(就这里的特定情况而言,指乘法原理)可使我们毋须列举所有可能出现的结局就可以进行计数。我们通过下面的例子来说明乘法原理。假定你正作一项调查,要确定各类大学生的人数。我们感兴趣的类别有性别(男或女)和所处的年级(一年级、二年级、三年级和四年级). 有多少种不同的类别呢? 我们先列举各种可能性,然后再逐步阐明一个一般的原理。首先,我们注意到可以把所有的人按性别分为两类,这可用树来表示,如图 8.1 所示。同样,可对男生和女生分别按年级进行分

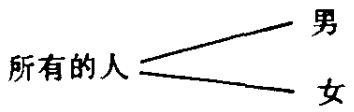


图 8.1

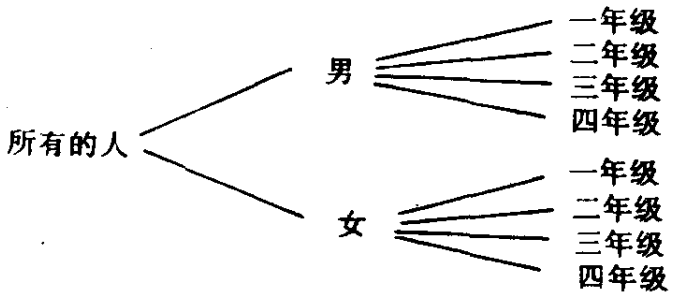


图 8.2

类。这样就得到如图 8.2 所示的树。把各种可能性加起来,我们看到,男生可分为四类,女生也是如此。于是类别的总数是 $4+4=4\times(1+1)=4\times2=2\times4=8$. 可以赋于作乘法的这两个数一定的

意义。我们注意到，在乘积 4×2 中，2 是学生性别可能性的总数，4 是年级的总数。因此，乍看起来，只要考虑第一种选择可能性的总数和第二种选择可能性的总数，然后将两者相乘即可得到类别的总数。一般地，我们可以把这个规则表示如下：

（做第 1 件事的选择种数）×（做第 2 件事的选择种数）。

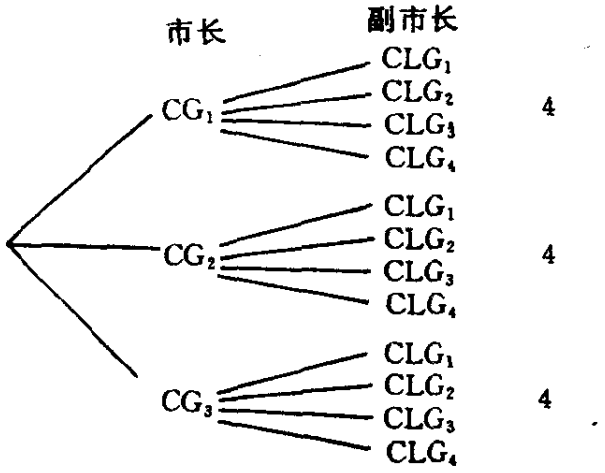


图 8.3

在正式叙述乘法原理之前，我们再看一个例子。在一个党派的州长副州长初选中，有三个候选人竞选州长，四个候选人竞选副州长。可能出现的得胜者的组合有多少呢？我们先用树把所有可能出现的情况都列举出来。（见图 8.3）数一下所有可能出现的候选人的组合即可发现共有 12 种情况。注意这个数可从 $4+4+4=4\times(1+1+1)=4\times3=3\times4=12$ 得到。这里又是在作同样的运算，即先确定出每种选择的种数，再将其相乘。现在我们可以把乘法原理正式陈述出来。

乘法原理 假定某事可以 n_1 种方式出现，又假定不管此事按哪一种方式出现，另一件事均可以 n_2 种方式出现。那么出现两者

的方式种数为 $n_1 \times n_2$，即

（第一个方式数）×（第二个方式数）。*

乘法原理的推广 假定某事可用 n_1 种不同的方法来完成；每选定其中的一种方法，第二件事都可用 n_2 种不同的方法来完成；每选定前两件事的一种做法，每三件事都可用 n_3 种不同的方法来完成。那么完成这三件事的方法种数是完成每件事的方法种数的乘积，即有 $n_1 \times n_2 \times n_3$ 种方法。同样，可以把这种规律推广到多于三件事的情况，即，有 $n_1 \times n_2 \times n_3 \times n_4 \times n_5 \times \cdots$ 种方法。

现在我们看到，如果要推广第一个例子，把按专业分类也包括进来，我们就可以用推广了的乘法原理。假定在调查的时候要把学生按性别（男或女），年级（一年级、二年级、三年级或四年级）和专业（社会科学、商业管理、数理科学、生物、化学或物理）分类。注意，在这种情况下，如要用树把所有的情况都列举出来，就不仅相当费事，而且看起来眼花缭乱。但若用推广了的系法原理，则计算类别之总数就轻而易举了。由乘法原理我们知道，第一种分类有两种选择，第二种分类有四种选择，第三种分类有六种选择，因此类别的总数是 $2 \times 4 \times 6 = 48$.（这类问题对于制作调查表以及弄清所能收到的不同答案的总数是很重要的。）

2.2 在二分裂上的应用

考虑像二分裂这样的过程。例如，考虑阿米巴或草履虫的二分裂过程。** 假如这些生物体不断进行繁殖，没有任何中断或干扰，那么从单个阿米巴或草履虫开始经过 5 代，10 代或 20 代繁殖可以达到多少阿米巴或草履虫呢？正如数学在现实世界里的许多应用一样，这里重要的是要搞清我们对之提出问题的过程。一旦明白

---

* G 是市长（Governor）的第一个字母，LG 是副市长（Lieutenant Governor）的缩写。——译注

** 阿米巴和草履虫都是单细胞生物。

了某个特定的现象，那么提出数学问题就变得更为容易。就现在的情况而言，我们必须搞清阿米巴或草履虫是怎样进行二分裂的。一次二分裂的结局是一个阿米巴或草履虫变成两个阿米巴或草履虫，如图 8.4 所示。要知道经过五代繁殖后可达到多少个阿米巴（草履虫），我们只需应用乘法原理即可。经第一代繁殖有两个后代，每个后代经第二代繁殖又有两个后代，第二代繁殖的每个后代经第三代繁殖还是获得两个后代，如此等等。因此，根据乘法原理，五代繁殖结束时阿米巴（草履虫）的总数是

$$\left(\begin{matrix}\text{第 1 代}\\ \text{繁殖数}\end{matrix}\right)\times\left(\begin{matrix}\text{第 2 代}\\ \text{繁殖数}\end{matrix}\right)\times\left(\begin{matrix}\text{第 3 代}\\ \text{繁殖数}\end{matrix}\right)\times\left(\begin{matrix}\text{第 4 代}\\ \text{繁殖数}\end{matrix}\right)\times\left(\begin{matrix}\text{第 5 代}\\ \text{繁殖数}\end{matrix}\right)。$$

代入正确数据知道，从单个阿米巴（或草履虫）开始经五代繁殖后可达到 $2\times2\times2\times2\times2^5=32$ 个阿米巴。作同样的分析知道，十代繁殖结束时有 $2\times2\times2\times2\times2\times2\times2\times2\times2\times2=2^{10}=1024$ 个阿米巴（草履虫）。

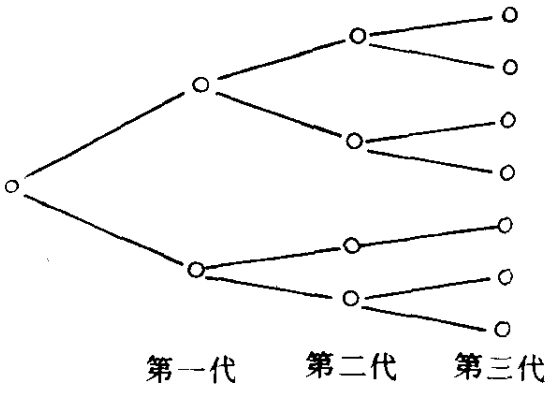


图 8.4　二分裂

当我们把数学应用到现实世界中的各种现象时，很重要的一点是要知道作了哪些过份的简化。当把乘法原理应用到经二分裂进行繁殖的生物体时，我们已作了一些过份的简化。我们假定了所有的生物体基本上都同时进行二分裂，也假定了所有新繁殖的生物体都能生存下来，没有一个中途死亡。尽管作了这些过份的简化，我们还是或多或少看透了一个尺度在不断倍增的过程。（这种过程的潜在增长幅度大得让人吃惊，世界上还有什么过程能有这样的机制呢？）当研究周期性倍增过程时，一个极为重要的问题是要考虑

倍增一次所需的时间。如果一个生物体每一百年完成一次二分裂，那么在 1000 年时间里它产生 1024 个新的生物体。但如果每星期进行一次二分裂，那么 10 周之后就有 1024 个生物体，而仅仅一年之后就有 4 503 599 627 370 496 个新繁殖的生物体。阿米巴和草履虫都属于原生动物，这类生物体每天分裂次数介于 0.03 与 10.9 之间，其中相当一部分每天分裂 2 次，3 次，4 次或 6 次。（见 Spector 的[2].）

3. DNA 和 RNA

这一节我们着手研究第一节提出的问题。我们会再次发现，要搞清我们所感兴趣的某过程的有关问题，可用数学来透过现象看本质。我们先简单地介绍一下被命名为 DNA（脱氧核糖核酸）的分子，它是遗传的基本单位。这个分子的机能是它含有有关生命形式（包括人的生命）的进化过程及其各种功能的所有信息。

我们常常把 DNA 分子看成为双螺旋体（见图 8.5），它由两股通过化学键结合在一起的链条组成。按照结合的方式，两股链条是互补的。如果一股链条的化学成份已经确定，那么和第二股链条的化学成份也就完全确定。DNA 分子的每股链条都由磷酸盐、糖和碱基组成。链条唯一可变的部分是碱基，它共有四种，即胸腺嘧啶（T），胞嘧啶（C），腺嘌呤（A）和鸟嘌呤（G）. 一个磷酸盐，一个糖（脱氧核糖）和四种碱基中的一种就构成一个，基本单位，称为核苷酸（见图 8.6）. 因此 DNA 的一股链条只是一些核苷酸的集合。两股链条的互补关系是指，如果某核苷酸含有碱基腺嘌呤，那么第二股链条（互补链）中的核苷酸必含有碱基胸腺嘧啶。同样，如果一股链条有鸟嘌呤，则互补链有胞嘧啶。换言之，双螺旋体的两股链条以这样一种方式互相配对，使得腺嘌呤与胸腺嘧啶配对，胸腺嘧啶与腺嘌呤配对，鸟嘌呤与胞嘧啶配对，胞嘧啶与鸟嘌呤配对。读者

应该明白，我们一次只需研究双螺旋体的一股链条，因为第二股链条完全由第一股链条决定。（我们差不多可以把第二股链条看成是第一股链条的镜面映象）。

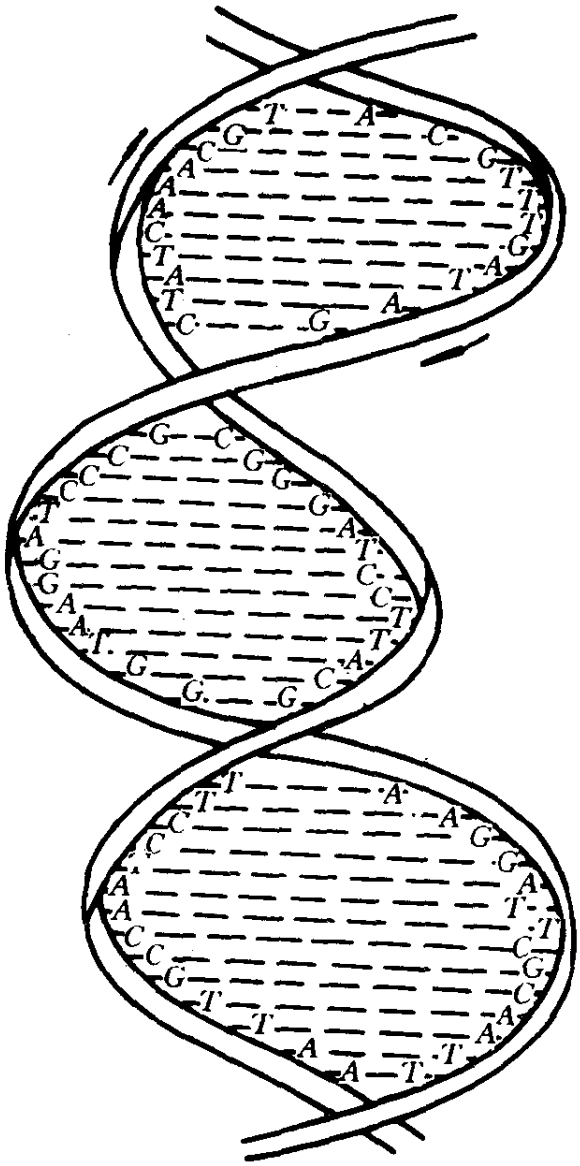


图 8.5　DNA 链（双螺旋体）

DNA 具有什么功能呢？它又是怎样实现其功能的呢？前面我们已经提到，DNA 是遗传的基本单位，它含有有关生命形式的进化过程及其各种功能的所有信息。因此，DNA 贮有可由生物体翻译和利用的信息。这样就形成了被命名为 RNA* （核糖核酸）的分子，它和 DNA 分子的单股链条互补。基本情况是，DNA 含有原始指令（信息），这些指令传送给 RNA（起着信使的作用），RNA 接着又将有关氨基酸长链（称为蛋白质）排列次序的信息传送出去。RNA 分子由一个磷酸盐，一个糖（核糖）和几个碱基组成。碱基除

* 有几种不同类型的 RNA. 为简单计，我们对它们不加区分。

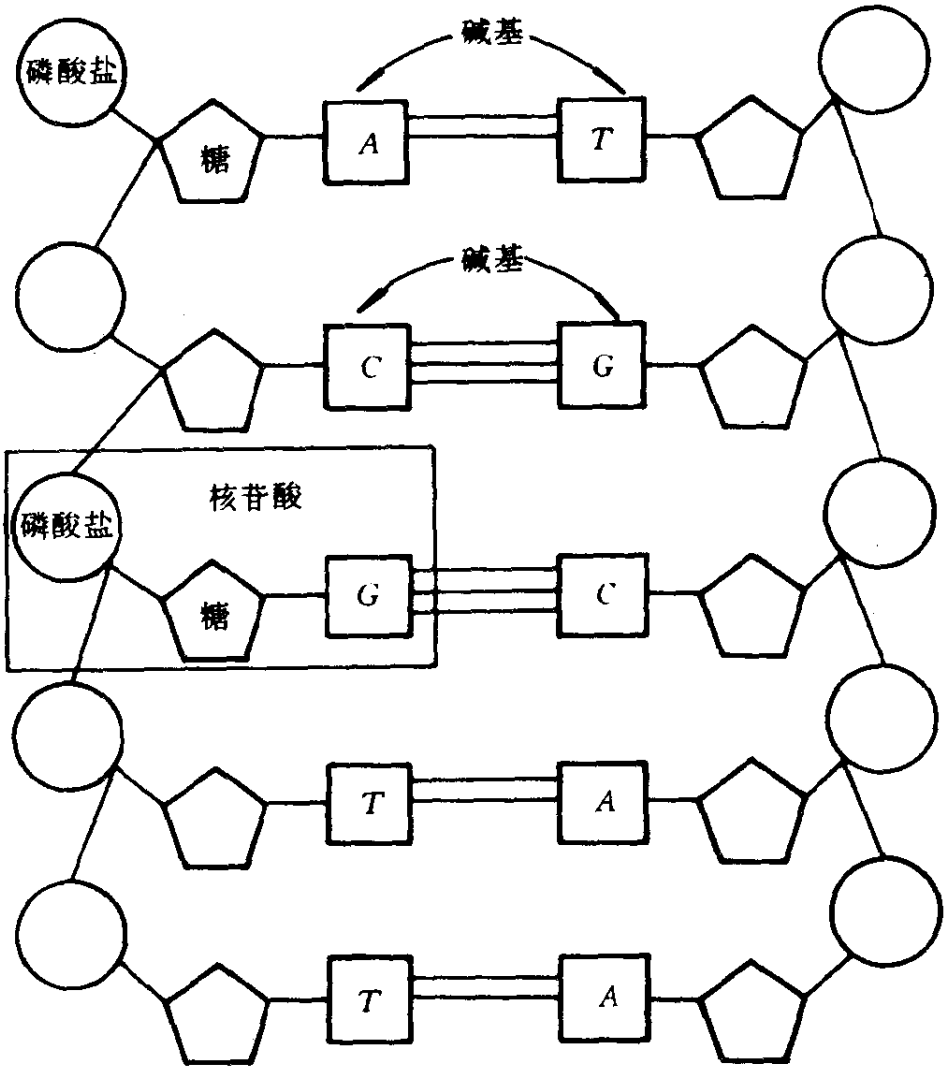


图 8.6　DNA 分子图解

了用尿嘧啶(U)代替胸腺嘧啶之外，其余都与 DNA 中的碱基相同。RNA 的主要功能是促进蛋白蛋的形成，而蛋白质是整个生命过程里最最重要的成份。不同排列或不同数量的氨基酸代表着不同的蛋白质，从而有不同的功能和用途。蛋白质有两上基本功能：1)不同结构的蛋白南代表着构成物质的排列，从而形成了生物(构造区段)；2)产生加速体内化学反应的酶。有些化学反应在有酶参与的情况下需要几秒钟或几分钟，而在没有酶参与的情况下却要

花几年或几个世纪。蛋白质由 20 种常见的氨基酸(已列在表 1)组成。RNA 在蛋白质的形成过程中有两个作用:1)选择适量的适种氨基酸;2)把氨基酸排成特定的次序(以完成特定的功能)。为实现其功能,RNA 必须设法为每一种氨基酸编出其特有的密码。明确地说,我们要研究如下的问题:RNA 怎么创造出一个能够区别不同氨基酸的密码。

表 1　构成蛋白质的 20 种常见氨基酸

苯丙氨酸	组氨酸
白氨酸	谷氨酰胺
异亮氨酸	天冬酰胺
蛋氨酸	赖氨酸
结页氨酸	天冬氨酸
丝氨酸	谷氨酸
脯氨酸	半胱氨酸
苏氨酸	色氨酸
丙氨酸	精氨酸
酪氨酸	甘氨酸

3.1　遗传密码所必需的碱基个数

看一下图 8.5 和图 8.6,我们就会发现 DNA 分子唯一可变的部分是碱基(胸腺嘧啶、鸟嘌呤、胞嘧啶和腺嘌呤)序列。RNA 的可变单位是碱基尿嘧啶、鸟嘌呤、胞嘧定和腺嘌呤。一股 RNA 链(单链,如图 8.7 所示)怎样传送有关氨基酸构造的信息呢? 单个核苷

酸有没有可能选出 20 种氨基酸中的任何一种？说得明确一点，我们要问的就是单个核苷酸能不能含有 20 种不同的密码。这可归结为计算所有可能出现的核苷酸的种数。答案是明显的，因为碱基共有四种，核苷酸唯一的可变部分又是碱基，所以，只有四种不同的核苷酸。因此，单个核苷酸不可能为所有 20 种常见的氨基酸编码：它至多只能为其中的四种氨基酸编码。下一个要考虑的问题是，两个核苷酸放在一起能不能为 20 种氨基酸编码。要回答这个问题，我们只要设法考虑两上核苷酸放在一起能不能产生 20 种密码。利用乘法原理可计算两个核苷酸所能产生的密码个数。在现在的情况下，我们先数一数每个核苷酸有几种可能性，然后将其相乘。我们知道每个核苷酸有 4 种可能性，所以两个核苷酸放在一起的可能性总数是（第一个核苷酸的 4）×（第二个核苷酸的 4）＝16. 因为不止有 16 种氨基酸，所以要为所有的氨基酸编码就必须使用多个两个的核苷酸。我们可以用树型图来验证这一结论。图 8.8 列出了所有的可能性，数一下密码，就会发现共有 16 种不同的密码。因此，要为所有的 20 种氨基

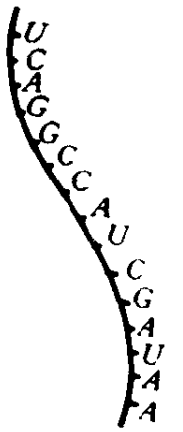


图 8.7　RNA 链

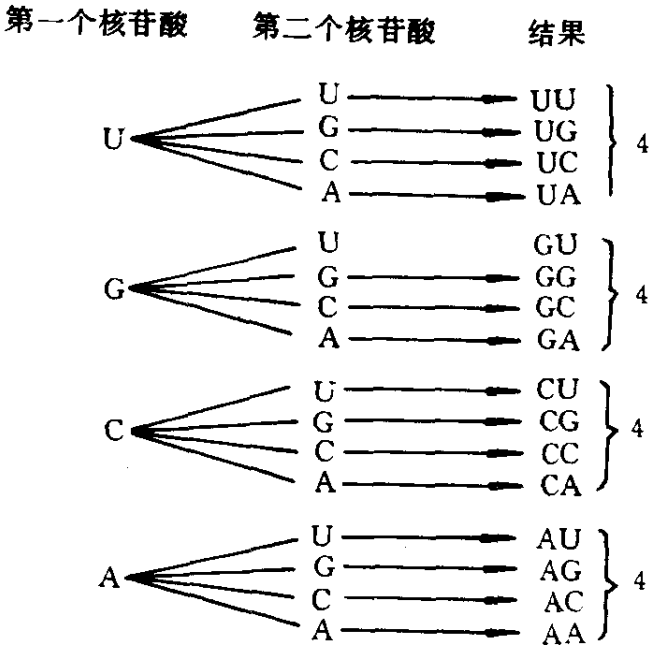


图 8.8

酸编码，两个核苷酸是不够的。这里我们再次看到，应用乘法原理比画图列举所有的可能性要省事得多。

如果我们考虑三个核苷酸，并用乘法原理，则得（第一个核苷酸的 4）×（第二个核苷酸的 4）×（第三个核苷酸的 4）＝64 种不同的排列，对于编码已足足有余。实际上，三个核苷酸一起就构成了所谓的密码子，它是特定氨基酸的具体密码。一串前后相依的密码子构成了氨基酸的排列次序，从而形成了具体的蛋白质。表 2 列出了各种氨基酸的密码子。（注意，差不多所有的氨基酸都不止有一个密码子。另外，很有意思的是这些密码子可能对所有的物种都通用，而不仅仅为人类所特有。）从这个表我们看到，图 8.7 的 RNA 链演生出图 8.9 的氨基酸链。

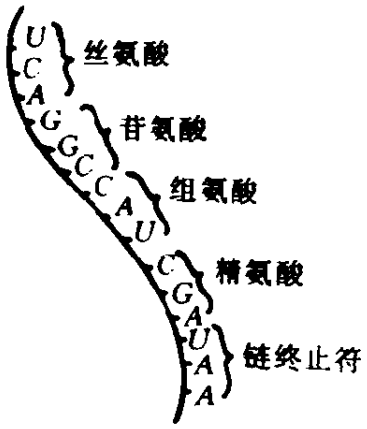


图 8.9

3.2 链的总数与生命的复杂性

乘法原理已使我们搞清了为什么密码子由三个碱基组成，而不能由少于三个碱基的碱基序列组成。再次应用乘法原理，我们可以进一步看透 DNA 链和 RNA 链的机能。用潜在的链的总数来衡量，这些分子的机能应归因于每个核苷酸的碱基都有四种不同的选择。我们真正有意思的问题是，一股有代表性的 RNA 链有多长？一具体要问的是：对于长度给定的 DNA 链或 RNA 链，可能出现的各种不同的链共有多少。已经算得，对于长度为三的 RNA 链（即三个核苷酸），可能出现的链共有 64 条。那么对于能为两个氨基酸编码的 RNA 链——即有六个核苷酸的链，可能出现的链又有多少呢？由乘法原理我们知道，各种不同的链共有 $4\times4\times4\times4\times4\times4=4^6=4096$ 种；两个氨基酸的排列数为 $20\times20=400$. 如

表 2　氨基酸的密码子(遗传密码)

丙氨酸	GCA,GCG,GCC,GCU
精氨酸	CGA,CGG,CGC,CGU,AGA,AGG
天冬酰胺	AAC,AAU
天冬氨酸	GAC,GAU
半胱氨酸	UGC,UGU
谷氨酸	GAA,GAG
谷氨酰胺	CAA,CAG
甘氨酸	GGC,GGU,GGA,GGG
组氨酸	CAC,CAU
异亮氨酸	AUC,AUU,AUA
亮氨酸	CUC,CUU,CUA,CUG,UUA,UUG
赖氨酸	AAA,AAG
甲硫氨酸	AUG
苯丙氨酸	UUU,UUC
脯氨酸	CCA,CCG,CCC,CCU
丝氨酸	UCA,UCG,UCC,UCU,AGU,AGC
苏氨酸	ACA,ACG,ACC,ACU
色氨酸	UGG
酪氨酸	UAC,UAU
缬氨酸	GUA,GUG,GUC,GUU
链终止符	UAA,UAG,UGA

果 RNA 链长达九个核苷酸(能为三个氨基酸编码)则经类似的计算我们知道,各种不同的链共有 $4^9=262\ 144$ 条,而由长为 9 的 RNA 链(即三个密码子)所产生的氨基酸排列数为 $20\times20\times20=8000$.

真正有意的问题是，一股有代表性的RNA 链有多长？一般说来，RNA 链的长度在 300 个核苷酸到 500 个核苷酸之间。* 长达 300 个核苷酸的链可以是 4^{300}条不同链中的任一条。长达 3000 个核苷酸的链可以是 4^{3000}条不同链中的任一条。数字 4^{300}和 4^{3000}有多大呢？用以 10 为底的数，即 $100=10^2$，$1000=10^3$，$1\ 000\ 000=10^6$，能不能对以 4 为底的数有一定的认识呢？逐个计算 4 的幂次：$4^2=16$，$4^3=64$，$4^4=256$，$4^5=1024$，$4^6=4096$. 因为 $4^5=1024>1000=10^3$，所以我们可以用 10^3作为 4^5的下方近似值，再把这些数转化为以 10 为底。于是我们得到

$$4^{300}=(4^5)^{60}>(10^3)^{60}=10^{180}$$

即，$4^{300}>10^{180}$，后者即为 10 后面跟 180 个零，这是一个极其庞大的数。虽然表示为以 10 为底的数，但要理解如 10^{180}之宏大仍然很困难。为作比较，我们作如下考虑：已知一茶匙水大约有 10^{23}个分子，若取 10 茶匙，则有 10×10^{24}个分子。一加仑水相当于 768 茶匙，因而有 $768\times10^{23}=7.68\times10^{25}$个分子。要达到 10^{180}个分子需要多少加仑的水呢？由上面的讨论知道，10^{180}个分子的水相当于大约 $10^{180}/7.68\times10^{25})=1.302\times10^{154}$加仑。要搞清这个数有多大，请注意在美国平均每人每天大约需要 50 加仑的水（用于洗澡、淋浴、冲洗厕所及饮食等等）。按这样的速度，1.302×10^{154}加仑的水可以使人口为 200,000,000 的美国维持 3.57×10^{141}年。这个数还是太大，难以理解。如果核苷酸数是 3000，那么对于链的潜在数量我们也有同样的问题。此时，有 4^{3000}个分子。取同样的下方近似值我们得到 $4^{3000}>10^{1800}$.（同样与一茶匙水的分子数目进行类比，我们发现要达到 10^{1800}个分子需要 1.302×10^{1774}加仑的水，而这可使美国人民维持 3.57×10^{1761}年）。可见，RNA 的机制所允许的多样性及信息的变化具有多么巨大的潜力。它的确大到令人震惊的地

* 有些RNA 链有 75 个核苷酸，而另一些却多达 5000 个核苷酸。

步，其原因都归结为四个碱基在核苷酸中所处位置的灵活性。

对于有代表性的 DNA 链也可作同样的计算，结果如表 3 所示。

现在我们问，一股 RNA 链实际上能为多少不同的氨基酸序列编码。这里，可以再次运用乘法原理求得答案。由于每个密码子由三个碱基组成，故一股有 900 个碱基的 RNA 链可为 300 个氨基酸编码。又因为 300 个氨基酸所成之链的每个位置都可由 20 种常见氨基酸中的任何一种填入，所以不同氨基酸链的总数为20^{300}. 考虑到 $20=2\times10$，$2^{10}>10^3$，我们有 $20^{300}>10^{390}$.（为什么?）因此，一股有 900 个碱基（核苷酸）的 RNA 链有潜力为多于 10^{390}（10 后面 390 个零）个的氨基酸序列编码。同样，一股有 1500 个碱基（核苷酸）的 RNA 链可为 20^{500}个不同的氨基酸序列编码（为什么?），后面这个数大于 10^{650} * . 这么简单的问题，结果竟这么复杂，这的确既令人吃惊又令人费解。

血红蛋白是红血球中使细胞呈红色的色素，正是这一色素使红血球影响到肺和各种组织里的氧与二氧化碳之间的互相交换，而这种交换对生命是至关重要的。血红蛋白是一种很复杂的蛋白质，它由 574 个氨基酸组成（因而要求有一股有 1772 个碱基（核苷酸）的 RNA 链为其编码）。血红蛋白以两种形式出现：正常血红蛋白 A 和出现在镰刀形细胞贫血症患者（这种病常常是致命的）身上的血红蛋白 S. 这两种血红蛋白的唯一差别是在 574 个氨基酸的链条中有一个氨基酸不同。在血红蛋白 S 中，缬氨酸取代了血红蛋白 A 中的谷氨酸。（这发生在氨基酸链的某个具体位置上）谷氨酸的密码子是 GAA 或 GAG，而缬氨酸的密码子是 GUA 或 GUG. 因此，单个碱基的改变，即用 U 代替 A，看来能对人产生极

---

* 这里更准确的说法应是："一股有 900 个碱基的 RNA 链可为 10^{390}种不同的氨基酸链之一编码"，以及"一股有 1500 个碱基的 RNA 链可为 10^{650}种不同的氨基酸链之一编码"。——译注

其巨大的影响。(严格地说,链条中缬氨酸和谷氨酸之间的替换出现了两次,因为在血红蛋白分子中,同一氨基酸序列出现了两次。)

4. 随机交配

我们要解决的下一批问题有:RNA 载有的信息是怎么传送的?为什么同一家族的不同成员之间也有很大的差异?我们并不打算在这里详细介绍生物学的内容,但要就某些精华作些简述,同时也用乘法原理来更深刻地理解某些机理。

4.1 有丝分裂

人的生命(以及多细胞生命和更高级的生命)都是从单个细胞开始的。单个细胞含有染色体中的若干基因。每种生物都有若干对染色体,其数量可以刻划这种生物的特征。这些染色体载有贮存于 DNA 和 RNA 中的遗传信息。表 4 列出了若干生物体的染色体套数。我们得搞清楚的问题是遗传信息(DNA 和 RNA)是怎样从亲代传给后代的。生物体中有两种基本的细胞分裂,即有丝分裂和减数分裂。每个生物体都有它特有的染色体套数,要使这个数在从亲代传给后代的过程中保持不变,这两种细胞分裂是不可缺少的。为简单计,我们用果蝇来说明有关概念,因为果蝇只有四对染色体。我们先考虑授精了的细胞,即被精子受精了的卵细胞。这种受精细胞要经历许多次细胞分裂直至最终变成其母体某种意义上的"复制品"。由于它必为其母体的样板,所以与其母体具有相同数量的染色体。因此必有某种细胞分裂使给定物体的染色体数目维持恒定,这种细胞分裂称为有丝分裂。换言之,有四对染色体的授精细胞(卵)经过有丝分裂后得到的细胞仍有四对染色体。这种思想可用图 8.10 加以说明。有丝分裂无非是这样一种细胞分裂,它产生的两个细胞与母体具有同样的遗传信息和相同的染色体套数。

表 3　DNA 链的长度

种　　名	x = 每人细胞中的核苷酸个数	y = 具有 x 个核苷酸的链的总数	含 y 个分子的水所对应的加仑数
1. 大肠杆菌	4.2×10^{6}	$4^{4.2\times10^{6}}>10^{2.52\times10^{6}}=10^{2520000}$	1.302×10^{2519974}
2. 鸡的胚胎细胞	5×10^{9}	$4^{5\times10^{9}}>10^{3\times10^{9}}=10^{3000000000}$	$1.302\times10^{2999999974}$
3. 鼠(骨髓)	1.3×10^{10}	$4^{1.3\times10^{10}}>10^{7.8\times10^{9}}=10^{7800000000}$	$1.302\times10^{7799999974}$
4. 天竺鼠	1.7×10^{10}	$4^{1.7\times10^{10}}>10^{1.02\times10^{10}}=10^{10200000000}$	$1.302\times10^{10199999974}$
5. 果蝇	8×10^{7}	$4^{8\times10^{7}}>10^{4.8\times10^{7}}=10^{48000000}$	1.302×10^{47999974}
6. 人(成纤维细胞、纤维细胞及部分腱)	2.1×10^{10}	$4^{2.1\times10^{10}}>10^{1.26\times10^{10}}=10^{12600000000}$	$1.302\times10^{12599999974}$

表 4　染色体的对数

负鼠	11 对
果蝇	4 对
老鼠	21 对
耗子	20 对
狗	39 对
猫	19 对
牛	30 对
马	33 对
黑猩猩	24 对
人	23 对
喇蛄	200 对

完全长大了的成年人大约有 10^{14} 个细胞。最初的授精细胞要完全补足这么多细胞应进行多少次有丝分裂呢？这里我们再次应用乘法原理。假定分裂过程没有中断，而且中途没有细胞死亡，则我们面临的情况与二分裂的例子里所讨论的一样。现在的问题可以化简为：要达到 10^{14} 个细胞必须经历多少代分裂。由于每个细胞一分为二，故 $\underbrace{2\times2\times2\times\cdots\times2}_{n\text{次}}=2^n=10^{14}$，而我们要求的是 n. 什么样的幂 n 才使 2^n 等于 10^{14} 呢？要回答这个问题，注意 2^{10} 约等于 10^3，于是 $2^{40}=(2^{10})^4$ 约等于 $(10^3)^4=10^{12}$. 因为 $10^{14}=10^{12}\times10^2$，所以我们可从 $2^n\sim10^2$ 求出 n 的值。考虑到 $2^6=64$，$2^7=128$，可见 2^7 与 10^2 相近。这样，我们看到，$2^{47}=2^{40}\times2^7$ 约等于 $10^{12}\times10^2=10^{14}$. 因此，要达到 10^{14} 个细胞必须进行 47 次有丝分裂。我们也可以用另一种方法来计算这个结果。因为 $2^n=10^{14}$，所以 $n\log_{10}2=14\log_{10}10=14$. 因此，$n=14/\log_{10}2$. 又因为 $\log_{10}2=0.30103$，故 $n\approx47$. 至此，我们通过乘法原理轻而易举地看到，完全达到一个成

年人身上的细胞总数大约需要 47 次有丝分裂。

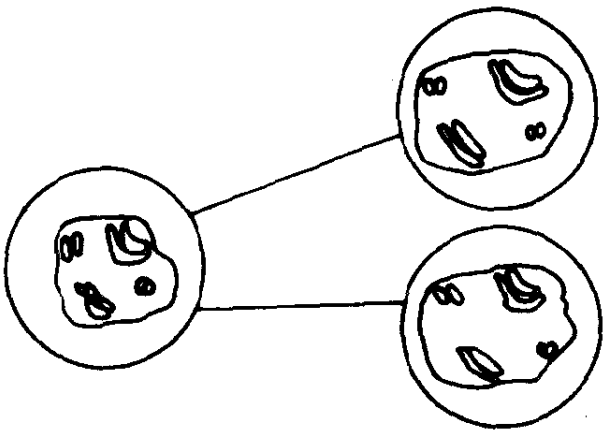


图 8.10　果蝇有丝分裂结果图示

4.2　减数分裂

迄今为止，我们仍未回答引言里提出的这样两个问题：来自双亲的遗传物质是怎样传送的，以及为什么同一家庭的不同成员之间可以有很大的差异。假如我们从双亲那里各取一个精子和卵子，而且每个细胞都有完全的染色体，那么会出现什么情况呢？如果男性的精子有 23 对染色体，女性的卵子也有 23 对染色体，则受精卵就有 46 对染色体（是正常染色体套数的两倍）。照这样下去，每隔一代染色体套数就要翻一翻。很明显，在精子和卵子之间肯定有某种过程使染色体套数减半，从而当卵子被授精时，产生的受精细胞所含染色体的套数始终恒定。这种染色体数目的减半是由被称为减数分裂的细胞分裂过程完成的。果蝇的减数分裂可用图 8.11 加以图解。经减数分裂得到的细胞称为具有单倍染色体数目，（半数）完全补足后的完整染色体称为双倍体。由于出现减数分裂，同一家庭的不同成员之间就存在着差异。实际上，授精卵从每个亲代获得半数的染色体（一半来自精子，一半来自卵细胞），于是在使卵授精的多次交配中，产生的染色体可能不一样。

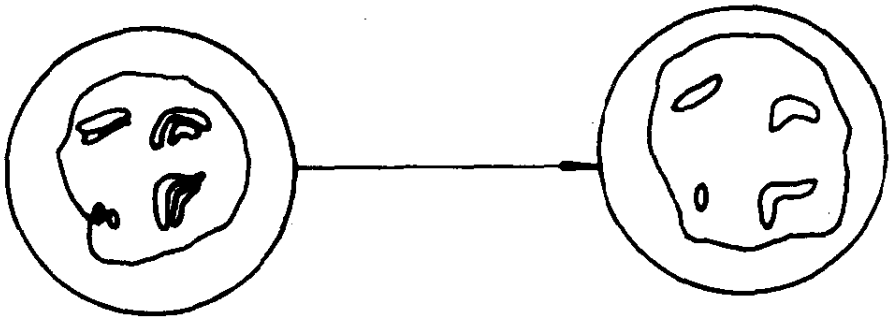


图 8.11　果蝇减数分裂图解

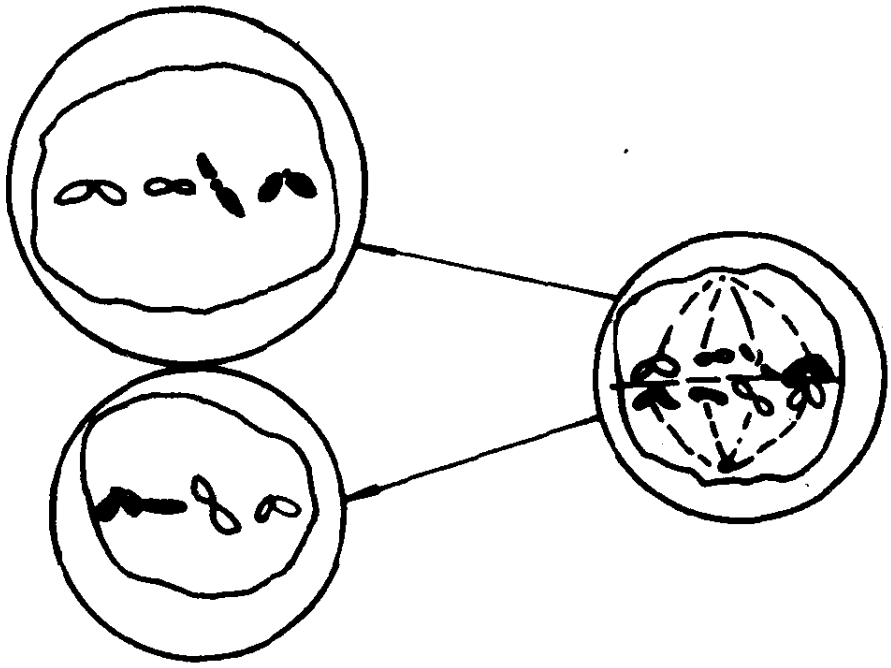


图 8.12　先排列于纺锤体两侧、之后又分开的染色体

减数分裂期间有多少性细胞(精子或卵子)有可能形成呢？这里我们可以再用一次基本的乘法原理，进而搞清人与人之间为什么有这么大的差别。再以果蝇为例，减数分裂时，染色体按某种随机的方式排列于被称为纺锤体的虚线两侧(见图 8.12)。接着细胞一分为二，使得每对染色体的两个成员分别进入细胞的两半，这样就形成了精子或卵细胞。所以我们可以研究每对染色体中的一个染色体所能作出的选择的种数。)另一染色体必须进入另一半)果蝇有四对染色体，所有这四对都按某种随机的方式排在纺锤体的

两侧。将这些染色体分别标以 A_1A_2, B_1B_2, C_1C_2 和 D_1D_2，我们看到，有可能染色体 $A_2B_1C_1D_1$ 处于细胞的某一半（于是 $A_1B_2C_2D_2$ 处于另一半），也有可能 $A_1B_1C_1D_2$ 处于某一半，$A_2B_2C_2D_1$ 处于另一半，如此等等。染色体的排列方式有多少种呢？当染色体沿纺锤体排列时，如果 A_1 进入上半部分（于是 A_2 进入下半部分），则 B_1，B_2 中一个与 A_1 一起处于上半部分），另一个与 A_1 相反，处于下半部分。对染色体 C 和 D，情况也一样。我们也可以用一种不同的观点来看这个问题。考虑 A_1, A_2 这一对中染色体 A_1 的选择。A_1 有几种可能性呢？因为 A_1 或者进入上半部分或者进入下半部分，所以有两种选择。一旦 A_1 作了选择，A_2 就没有再选择的余地，只能进入另一半。B_1 的选择与 A_1 无关，同样有两种，即或者上半部分或者下半部分。类似地，一旦 B_1 作了选择，B_2 就没有选择的余地了。对于 C 和 D，也可作同样的讨论。因此我们完全可以再用一次乘法原理。这里的问题是，一个细胞进行减数分裂时可形成多少种遗传学上不同的细胞。由乘法原理，所求之数为

$$\begin{pmatrix}A_1\text{的选择}\\ \text{种数 }2\end{pmatrix}\times\begin{pmatrix}B_1\text{的选择}\\ \text{种数 }2\end{pmatrix}\times\begin{pmatrix}C_1\text{的选择}\\ \text{种数 }2\end{pmatrix}\times\begin{pmatrix}D_1\text{的选择}\\ \text{种数 }2\end{pmatrix}.$$

等于 $2^4=16$. 我们可以用形如图 8.13 的树来验证此类结果。检查一下这个图可以验证，减数分裂时可能形成的精子或卵细胞有 16 种。但请注意，并非所有 16 种细胞都能在一次减数分裂中形成。

对于人的减数分裂，可能形成的精子或卵细胞有多少呢？人有 23 对染色体，其中每个染色体都可以作出选择（或者选上面一种或者选下面一种）。于是，应用乘法原理我们求得，经减数分裂可能形成的精子（或卵细胞）总数为 $2\times2\times\cdots\times2=2^{23}=8\ 388\ 608$. 至此，我们仍然没有回答这么一个问题：为什么不同的人，甚至是同一家庭的不同成员，往往有不同的外貌（和行为）。假定 $8\ 388\ 608=2^{23}$ 个精子中的每一个都会使可能形成的 $8\ 388\ 608=2^{23}$ 个卵细胞中的一个授精，那么我们可以再次应用乘法原理，有可能形成的

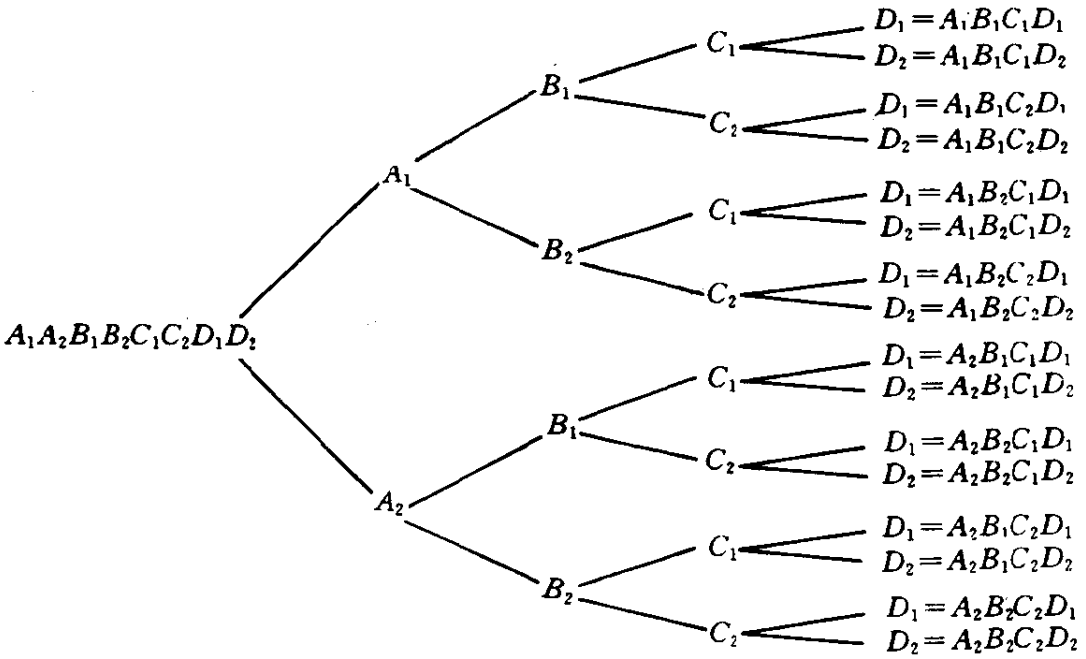


图 8.13　减数分裂过程中可能形成的各种细胞

授精卵的总数等于

$$\left(\begin{array}{l}\text{可供选择的}\\ \text{精子总数 } 2^{23}\end{array}\right)\times\left(\begin{array}{l}\text{可供选择的卵}\\ \text{细胞总数 } 2^{23}\end{array}\right)$$

$$=2^{25}=70\ 368\ 744\ 177\ 644,$$

这么一个可能性总数已大到令人难以置信的程度。*

我们可以把这里的论述推广到有 n 对染色体的情形。如果一生物体有 n 对染色体，则由乘法原理，经减数分裂可能形成的精子（或卵细胞）有 2^n 个，可能形成的受精卵有 $2^n\times 2^n=2^{2n}$ 个。这些简单的计算有助于我们认识生物体为什么会这么千差万别。

---

* 这里我们应该作个注释，即这些庞大的数可能并不是完全精确的估计值。如果男性和女性的遗传物并非全不相同，则不同合子（受精卵）的总数就会减少。关于这个问题的简单介绍，请参看 Mosimann 的[1]。

练　习

1. 八肽是由八个氨基酸(其中每一个都是自然界 20 种常见氨基酸之一)组成的链。从理论上说可能出现的八肽有多少种?
2. 牛有 30 对染色体,星形猴有 17 对,负鼠有 11 对。
   (a)对牛、星形猴、负鼠来说,可能出现的生殖细胞(精子或卵子)分别有多少?
   (b)假定每种动物公的和母的之间有完全不同的染色体,那么不同合子(受精卵)的最大数目是多少? 试分别对牛、星形猴和负鼠回答这个问题。
3. 某餐馆的菜单上列了三种汤、十种肉食、五种甜食和三种饮料。试问订一顿饭(由一种汤、一种肉食、一种甜食和一种饮料组成)有多少种方法。
4. 4－4－47－648 代表一个选择服务数,其中前两个数不能为零。试问可能出现的选择服务数共有多少。
5. 假定您参加一个测验,试卷由 10 个是非题组成。如果您以猜作答,试问有多少种方法完成答卷。
6. 考虑一个有固定长度的 DNA 分子。已知核苷酸排列总数为 1024,问该 DNA 链有几个核苷酸。
7. (a)已知 RNA 能为氨基酸编码,且常见氨基酸有 20 种。为什么必须用三个核苷酸(或碱基)的序列,而不能用两个或一个核苷酸的序列?
   (b)若 RNA 分子长达 240 个核苷酸,试问它可为多少个氨基酸序列编码。
8. 两种杂种高茎植物相交时(记为 $TtXTt$,其中 T 显性高茎,t 隐性矮茎),可能的结局有 TT(高茎),Tt(高茎)和 tt(矮茎),都称为基因型结局(指实际遗传成份,而不是看得到的性状)。
   (a)假若具两个性状(如种子的高度和颜色)的杂种植物相交,且两种性状的遗传是完全独立的,则有多少种可能出现的基因型?
   (b)假若具三个性状的杂种植物相交,则有多少种可能出现的基因型?
   (c)假若具五个性状的杂种植物相交,则有多少种可能出现的基因型?
   (d)假若具 n 个性状的杂种植物相交,则有多少种可能出现的基因型?
9. 在完全显性中,杂种看起来具有显性性状。例如,如果 T 显性高茎,t 隐性矮茎,则看得到的结局(表现型)是高茎(TT 和 Tt)和矮茎(tt).
   (a)假如相交的杂种植物具两个性状,基中每一个都完全显性,则有多少种可能出现的表现型?
   (b)假如相交的杂种植物具三个性状,其中每一个都完全显性,则有多少种可能出现的表现型?

(c)假如相交的杂种植物具五个性状,其中每一个都完全显性,则有多少种可能出现的表现型?

(d)假如相交的杂种植物是 n 个性状,其中每一个都完全显性,则有多少种可能出现的表现型?

10. 从单个阿米巴开始,5 代之后有几个阿米巴? 8 代之后又有几个?

参 考 文 献

[1]J. E. Mosimann, *Elementary Probability for the Biological Sciences*. New York: Appleton—Century—Crofts, 1968.

[2]W. S. Spector, Ed., *Handbook of Biological Data*. Philadelphia, PA: Saunders, 1956.

教 师 参 考

目的 本章内容对于文科学生适合于在微积分预修课或数学课(专题型课程)中讲授;对于生物专业的学生适合于在离限数学或概率论中讲授;对于数学专业的学生适合于在概率论中讲授。

时间 一到两小时,依学生水平而定。

预备知识 高中代数。

第 9 章

香烟过滤

Donald A. Drew *

尽管美国卫生局和各种癌症研究机构一再就吸烟的危害对人们作出警告，但人们所吸的烟还是比以往任何时候都要多。由于烟草机构力量强大，许多地区经济上又依赖于烟草，所以将来也不可能禁止吸烟。因此，从公众健康的角度来看，对诸如在香烟中装过滤咀之类减轻伤害的方法加以研究就极为重要了。

我们考虑香烟中某成份 T 的历程。这里的 T 代表焦油或尼古丁或烟草燃烧时释放出的其它某种成份。我们要建模的过程是：T 通过燃烧而释放并沿香烟移动，(至少有一部分)为尚未燃及的烟草和过滤咀所吸收。被烟草吸收的那部分 T 稍后又随那节香烟的燃烧而再次释放。可见，开始时贮于烟草中的所有的 T 都通过燃烧释放出来。

现在我们要对香烟和吸烟过程作一些建模假设。究竟有多少烟进入过滤咀，多少烟直接从燃端进入大气，这要因人而异。如果吸烟者只是拿着烟让其燃着，一口也不吸，那么所有的烟都不通过

* Department of Mathematical Science, Rensselaer Polytechnic Institute, Troy, NY12181.

过滤咀。另一方面，一支接一支吸烟的人一口都不放过地把烟送入过滤咀。一般的吸烟者都处于这两种极端情形之间。

在我们这个模型里，我们希望避开这个复杂的过程。为此，设想吸烟者是架机器。假定烟以常速通过烟草，再假定在通过释放的烟中，只有份额 a 进入香烟，其余份额 $1-a$ 散向大气。讨论中我们始终假定 $a\neq 1$.

我们还要假定烟通过烟草并从过滤咀流出的速度远远大于燃着的那部分沿香烟的行进速度。这相当于假设 T 在烟草和过滤咀里的所有沉淀都发生在 T 通过燃烧而释放的那一瞬间。

最后这个假设实质上把问题分成两部分：第一，假定燃端不动，考虑 T 在烟中的沉淀速度；第二，计算在香烟燃烧过程 T 通过其末端的总流量。

图 9.1 所示的是香烟以及用于计算 T 的沉淀速度的坐标系。

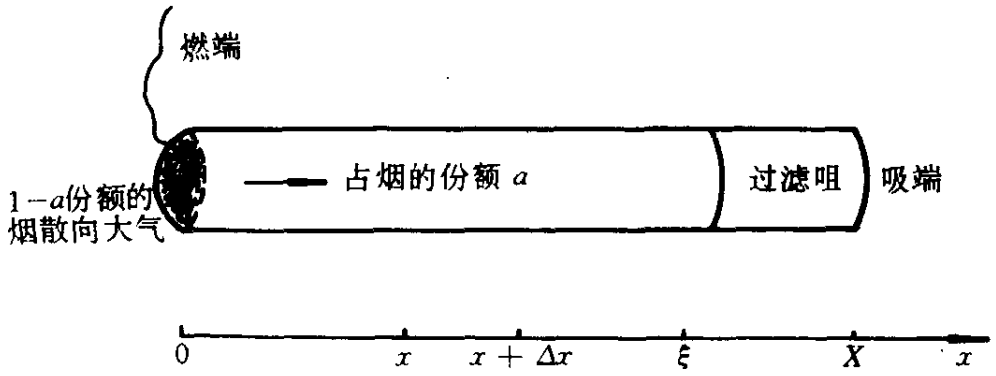


图 9.1　香烟。为研究 T 的沉淀速度，我们假定燃端保持在 $x=0$ 的位置。

现在我们对处于任意点 x 及 $x+\Delta x$ 之间那段香烟中烟的质量写出平衡律。（平衡律是说明某量的全部变化的论断。对于现在的问题，量是处于 x 与 $x+\Delta x$ 之间的那段香烟中 T 的质量。）用一句话来说，平衡律就是

T 流过 $x+\Delta x$ 的速度等于

T 流过 x 的速度减去

T 因被吸收而减小的速度。

注意平衡律的这种说法假定了 T 并不以烟的形式积聚于 x 与 $x+\Delta x$ 之间，当然，T 还是要以其合形式积聚于烟草或过滤咀或其它处于 x 与 $x+\Delta x$ 之间的某种物质上。

现在考虑成份 T 的流速 q. 假定 V 是烟的速度，$\rho(x)$ 是(香烟里)每单位长度的烟中 T 的质量密度，那么 T 流过 x 点的速度是

$$q(x) = \rho(x)V. \tag{1}$$

读者如要了解针对密度和流速的详细论述，请参看附录。

我们已假定烟的速度 V 是常数，这实质上等价于假定通过滤咀的烟与从燃端出发沿香烟移动的烟一样多。成份 T 只是全部烟的一小部分，虽然它要被烟草或滤咀吸收一部分，但这并不会使烟的移动加速或减慢。

现在考虑吸收率 L. 我们假定每一节烟草对出现在该节上的烟要吸收数量上占定值的一部分，而滤咀吸收其中较大的一部分。先设从 x 到 $x+\Delta x$ 的那一节只含烟草不含滤咀，那么

$$L = b\int_x^{x+\Delta_x} P(\hat{x})\mathrm{d}\hat{x}, \tag{2}$$

这里 b 是烟草对 T 的质量的吸收率，$\int_x^{x+\Delta_x} P(\hat{x})\mathrm{d}\hat{x}$ 是位于从 x 到 $x+\Delta x$ 那一节上 T 的质量。

另一方面，如果这一节完全处于滤咀段，那么

$$L = \beta\int_x^{x+\Delta_x} P(\hat{x})\mathrm{d}\hat{x}, \tag{3}$$

其中 β 是滤咀对 T 的质量的吸收率。对既含烟草双含滤咀的某节的考虑是不必要的。(见练习 1.)

按照这些记号，平衡律可写成

$$q(x+\Delta x) = q(x) - L. \tag{4}$$

考虑从 x 到 $x+\Delta x$ 那一节完全处于烟草段的情况。由(1)，(2)和(4)得到

$$\rho(x) - \rho(x + \Delta x) = \frac{b}{V}\int_{x}^{x+\Delta_x} \rho(\hat{x})\mathrm{d}\hat{x}, \tag{5}$$

由于 Δx 是任意的，两边除以 Δx，并令 $\Delta x \to 0$，得

$$\frac{\rho(x) - \rho(x + \Delta x)}{\Delta x} = \frac{b}{V}\frac{1}{\Delta x}\int_{x}^{x+\Delta_x} \rho(\hat{x})\mathrm{d}\hat{x}, \tag{6}$$

当 $\Delta x \to 0$ 时，右边趋向于 $(b/V)\rho(x)$. 对于左边，写

$$\frac{\rho(x) - \rho(x + \Delta x)}{\Delta x} = -\frac{\rho(x + \rho x) - \rho(x)}{\Delta x}, \tag{7}$$

再令 $\Delta x \to 0$，上面的第二个差商趋向于 $(\mathrm{d}\rho/\mathrm{d}x)$.

因此，质量密度方程是

$$\frac{\mathrm{d}\rho(x)}{\mathrm{d}x} = -\frac{b}{V}\rho(x) \tag{8}$$

这个方程对于 $0<x<\zeta$ 成立，其中 ζ 是滤咀始端的位置。

对于滤咀，我们有

$$\frac{\mathrm{d}\rho(x)}{\mathrm{d}x} = -\frac{\beta}{V}\rho(x) \tag{9}$$

其中 $\zeta<x<\bar{x}$，见习题 2.

求解这两个不同区域里的方程，得到

$$\rho(x) = \begin{cases} \rho_0 e^{-(b/V)x}, & 0 < x < \zeta \\ Re^{-(\beta/v)x}, & \zeta < x < X, \end{cases} \tag{10}$$

见习题 3.

为确定 ρ_0，假定 T 燃烧时的释放速度为每单位时间 H 个单位质量，其中有 aH 个单位从燃端 $x=0$ 进入香烟。(其余 $(1-a)H$ 个单位散向大气。)所以在 $x=0$ 处的流量(每单位时间流过的质量)是 aH，但该流量也等于 $V_{\rho_0}e^{-(b/V)\cdot 0}=V_{\rho_0}$.

因此

$$\rho 0 = \frac{aH}{V} \tag{11}$$

为确定 R，我们假定通过隔离烟草与滤蛆的横截面的流量是

连续的。于是

$$\rho_0 e^{-(b/V)\zeta} = Re^{-(\beta/V)\zeta}, \tag{12}$$

所以

$$R = \rho_0 e^{(\beta-b)\zeta/V}. \tag{13}$$

成份 T 通过端点 $x=X$ 的流量是

$$q(X) = p(X)V, \tag{14}$$

这又等于

$$q(X) = aHe^{[\beta-b)/V]\zeta-\beta X/V} = aHe^{-[\beta/V](X-\zeta)}e^{-b/V}]\zeta. \tag{15}$$

T 的沉淀分析就到这里。在转入分析整支香烟的燃烧过程之前，我们先对结果(15)加以解释。

首先我们看到，T 通过端点的流量并不独立地依赖于 a 和 H，而是依赖于两者的组合 aH. 所以，至少就这种分析方法来说，我们并不需要分别知道 a 和 H 两者的值。其次我们还看到，只要增大滤咀的吸收率 β 或增加滤咀的长度 $X-\zeta$，即可使它效果更好。由于这两个量都以指数出现，所以不管是增长滤咀还是增大吸收率，效果的变化都是非常剧烈的。

现在我们希望对吸整支烟的过程加以建模。为此必须研究吸烟时 T 的释放、沉淀和再释放过程。我们知道，在燃烧某段香烟时释放出来的 T 中，$1-a$ 散向大气，其余进入香烟。在进入香烟的那些 T 中，有些为烟草所吸收，有些为滤咀所吸收，其余的通过吸端流出。为烟草所吸收的那部分 T 将于后来那节烟燃烧的时候再次释放。

为计算被烟草吸收的 T 的量值，我们必须对 T 在烟草中的密度 $W(x,t)$(每单位长度 T 的质量)写出平衡律。注意这时我们把时间 t 包括进来作为一个感兴趣的变量。对于这个问题，我们把从燃端的初始位置到现时位置的距离算作 x(见图 9.2)。

记 v 为燃烧速度(即燃端的行进速度)，则在时间间隔 t 内，燃端从 $x=0$ 移动到 $x=vt$. 我们假定慢燃是指 $v\leqslant V$，即燃端的行进

速度远远小于吸入或抽进的速度 V。

现在计算 T 通过燃烧而释放的速度。如果燃烧延续 Δt 个时间单位，即燃了从 $x=vt$ 到 $x=v(t+\Delta t)$ 的那一段，则 T 的释放量大约为

$$\int_{vt}^{v(t+\Delta t)} W(x,t)\mathrm{d}x. \tag{16}$$

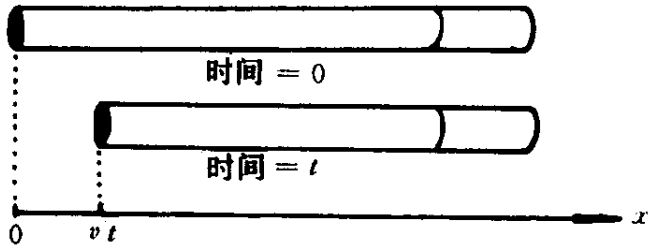


图 9.2　新的坐标系

于是 T 燃烧释放的速度是

$$\lim_{\Delta t \to 0} \frac{1}{\Delta t} \int_{vt}^{vt+v\Delta t} W(x,t)\mathrm{d}x = vw(vt,t); \tag{17}$$

但这刚好就是前面分析中所指的 H，所以

$$H = vW(vt,t), \tag{18}$$

下一步我们对 $W(x,t)$ 写出平衡律。考虑处于 x 和 $x+\Delta x$ 之间的那段香烟。烟草中 T 的质量的变化率为

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t} \int_{x}^{x+\Delta x} W(\tilde{x},t)\mathrm{d}\tilde{x}. \tag{19}$$

由于烟草并不运动，所以 T 于烟草中既不流进也不流出，它以烟的形式进入这一节并沉淀在烟草中。可见表示流量的那些项都是零，烟草中 T 的质量的增加速度刚好等于烟中 T 的质量的减小速度。

我们已算得 T 在烟草中的沉淀速度(方程(2))，可写成

$$b\int_{x}^{x+\Delta x} \rho(\tilde{x},t)\mathrm{d}\tilde{x} = \frac{abH}{V} \int_{x}^{x+\Delta x} e^{-b(\tilde{x}-vt)/V}\mathrm{d}\tilde{x}$$

$$= \frac{abv}{V} W(vt,t) e^{(bv/V)t} \int_x^{x+\Delta x} e^{-b\tilde{x}/V} d\tilde{x}. \tag{20}$$

已假定燃端速度非常之慢，于是沉淀可由前面的分析来处理。因此，平衡律变成

$$\frac{d}{dt}\int_x^{x+\Delta x} W(\tilde{x},t)d\tilde{x} = \frac{abv}{V} W(vt,t) e^{(bv/V)t} \int_x^{x+\Delta x} e^{-b(\tilde{x}/V} d\tilde{x}. \tag{21}$$

两边关于 t 积分，除以 Δx 并令 $\Delta x \to 0$，我们得到

$$W(x,t) = W(x,0) + \frac{abv}{V} e^{-b(x/V)} \int_0^t e^{(bv/v)\tau} W(v\tau,\tau) d\tau. \tag{22}$$

见习题 4.

方程(22)的求解并不象初看起来所想象的那么困难。假定烟草中 T 的初始密度 $W(x,0)$ 是常数，在(22)中代入 $x=vt$ 并两边乘以 $e^{(bv/V)t}$，我们有

$$W(vt,t)e^{(bv/V)t} = W_0 e^{(bv/V)t} + \frac{abu}{V} \int_0^t e^{(bv/V)\tau} W(v\tau,\tau) d\tau. \tag{23}$$

如记 $W(vt,t)e^{bv/V)t} = f(t)$，则上式变成

$$f(t) = W_0 e^{(bv/V)t} + \frac{abv}{V} \int_0^t f(\tau) d\tau. \tag{24}$$

关于 t 微分，得到

$$f'(t) - \frac{abv}{V} f(t) = \frac{bv}{V} W_0 e^{bv/V)t}. \tag{25}$$

将 $t=0$ 代入(24)，我们有

$$f(0) = W_0 \tag{26}$$

常微分方程(25)在初始条件(26)之下的解为

$$f(t) = \frac{W_0}{1-a} e^{but/V} (1 - ae^{(a-1)bvt/V}). \tag{27}$$

因此

$$W(vt,t)=\frac{W_0}{1-a}(1-ae^{(a-1)bvt/V}). \tag{28}$$

见习题 5.

将 $W(vt,t)$ 的表达式代入(22)又有

$$W(x,t)=W_0\left[1+\frac{a}{1-a}e^{-bx/V}(e^{-bvt/V}-e^{abvt/V})\right] \tag{29}$$

见习题 6.

根据上述结果，我们来计算 T 通过吸端出来的总流量。实际上，流量(每单位时间的质量)是

$$q(X)=V\rho(X). \tag{30}$$

在没有时间变量的旧坐标系中，吸端始终处于相同的位置。对于现在的新坐标系，$X=X_0-vt$，$\zeta=\zeta_0-vt$，其中 X_0 是香烟的初始长度，ζ_0 是滤咀的初始位置。根据 $\rho(x)$ 的表达式，流量可写成

$$q(X)=\frac{V\cdot a\cdot v\cdot W(vt,t)}{V}\exp\left[-\frac{b}{V}\zeta 0-\frac{\beta}{V}(X0-\zeta 0)+\frac{b}{V}vt\right] \tag{31}$$

但

$$W(vt,t)=\frac{W_0}{1-a}\left[1-ae^{-(b/v)(1-a)vt}\right] \tag{32}$$

所以，如果把香烟一直吸到滤咀边上(于是 $t=\zeta_0/v$)，则通过吸端出来的 T 的总质量是

$$Q_\beta=\int_{t=0}^{t=\zeta_0/v}avW(vt,t)exp\left[-(\frac{b}{V})\zeta_0-(\frac{\beta}{V})(X_0-\zeta_0)+\frac{bvt}{V}\right]dt$$

$$=\frac{avW_0}{1-a}exp\left[-(\frac{b}{V})\zeta_0-(\frac{\beta}{V})(X_0-\zeta_0)\right]\int_{t=0}^{\zeta_0/v}e^{bvt/V}-ae^{abvt/V}dt$$

$$=\frac{aW_0V}{b(1-a)}e^{-(\beta/V)(X_0-\zeta_0)}(1-e^{-(1-a)(b/V)\zeta_0}), \tag{33}$$

见习题 7.

现在我们根据上述结果对装滤咀的有效性作出评估。如果没有滤咀，则香烟从 $x=0$ 到 $x=X_0$ 装的都是烟草。这时只要令 $\beta=$

b，即可用(33)来计算 T 通过香烟的总流量，因为此刻“滤咀”的吸收率与烟草的吸收率相同。

因此，有滤咀的总流量与没有滤咀的总流量之比是

$$\frac{Q\beta}{Qb} = e^{[(\beta-b)/V](X_0-\zeta_0)} \tag{34}$$

从(34)我们可以引出几个结论。首先，由于 $V>0$，$X_0>\zeta_0$，我们看到，若 $\beta>b$，则 $Q_\beta/Q_b<1$；若 $\beta<b$，则 $Q_\beta/Q_b>1$. 因此，要做到比不装滤咀有更好的效果，那么滤咀对 T 的吸收必须比烟草更为有效。我们所 用的大多数过滤材料确实满足这个要求。但国外有些香烟装的不是滤咀，而是由纸做成的空管子。对于这种香烟，$\beta=0$，$Q_0/Q_b=e^{(b/V)(X_0-\zeta)}$ 大于一。所以就吸烟者的健康而言，只要“滤咀”不作烟抽，那怕是里面装着烟草，也要比什么也不装强。

我们还可以看到，如果滤咀长度 $X_0-\zeta_0$ 不变，那么比值 Q_β/Q_b 随吸收率 $\beta-b$ 的增加成指数下降。再进一步，如果吸收率 $\beta-b$ 不变，则比值 Q_β/Q_b 随滤咀长度 $X_0-\zeta_0$ 的增加而成指数下降。由于增大过滤材料的吸收率通常要求对新材料的有效性和实用性加以研究，再说这样一种研究又极其昂贵，所以一般都会建议采用增长过滤咀的办法，它可达到同样的效果又较易办到。但是，香烟产家有其它一些问题，比如必须利用现存的机器进行生产，更令人头痛的是必须把带有更长过滤咀的香烟销售给吸烟大众。(用什么来作广告呢?)

现在考虑另一种分析方法，这种方法只要利用(31)和(32)就够了。我们已经说过，装过滤咀的一个理由是阻止吸烟者吸入所有的烟，进而阻止他获得所有吸出的 T。作这一分析时，我们假定滤咀吸收 T 的效果只与烟草本身一样好，于是 $\beta=b$.

如果仅把烟抽到滤咀为止，那么 T 通过吸端出来的总流量是

$$Q_b = \frac{aW_0V}{b(1-a)}e^{(-b/V)(X_0-\zeta_0)}(1-e^{-(1-a)(b/V)\zeta_0}) \tag{35}$$

如果把烟一直抽到端点 $x=X_0$，我们就必须对(31)从 $t=0$ 积分到 $t=X_0/v$，这样就得到 T 通过香烟的总流量 Q_T：

$$Q_T = \frac{avW_0}{1-a}e^{-(b/V)X_0}\int_{t=0}^{t=X_0/v} e^{bvt/V} - ae^{abvt/V}\mathrm{d}t$$

$$= \frac{aW_0V}{b(1-a)}(1 - e^{-(1-a)(b/V)X_0}) \tag{36}$$

因此，抽带“过滤咀”的香烟时 T 通过吸端出来的总流量与抽整支香烟时 T 通过吸端出来的总流量之比为

$$\frac{Q_b}{Q_T} = e^{-(b/V)(X_0-\zeta_0)}\left(\frac{1 - e^{-(1-a)(b/V)\zeta_0}}{1 - e^{-(1-a)(b/V)X_0}}\right) \tag{37}$$

参见习题 8.

为估计等式右边的值，将 Q_b/Q_T 作为 ζ_0 的函数在 $\zeta_0=X_0$ 附近展开为 Taylor 级数，则

$$Q_b/Q_T = 1 + (\zeta_0 - X_0)\frac{b}{V}\left(\frac{1 - ae^{-(1-a)(b/V)X_0}}{1 - e^{-(1-a)(b/V)X_0}}\right) + K(\zeta_0 - X_0)^2 \tag{38}$$

其中 K 是常数，见习题 9.

对于 X_0 附近的 ζ_0，可以略去 $K(\zeta_0-X_0)^2$. 由于 $a<1$，故 $Q_b/Q_T<1$.

我们也可以用这个模型来寻求行之有效的办法来使人们在不完全中断吸烟的前提下削减 T 的吸入量。曾有人建议只抽香烟的一部分，比如只抽一半。习题 10 概括地分析了这种削减 T 的吸入量的方法。

练　习

1. (a)假定从 x 到 $x+\Delta x$ 的那一节既含烟草(从 x 到 ζ)又含滤咀(从 ζ 到 $x+\Delta x$)．请写出 L 的正确表达式。

(b)在方程(8)的推导过程中，我们令 $\Delta x\to 0$，这时对(a)中的 L 会出现什么情况?

2. 推导方程(9).

3. 解方程(8)和(9),以获得表达式(10).

4. 推导方程(22).

5. 求方程(25)在初始条件(26)下的解以获得(27),再推导等式(28).

6. 推导等式(29).

7. 推导(33).

8. 推导(37).

9. 把 Q_b/Q_T 按 ξ_0-X_0 展开成 *Taylor* 级数以获得(38).

10. 对关于 $q(X)$ 的表达式(31)从 $t=0$ 积分到 $t=\xi_0/2v_0$,从而算得抽完半支烟时 T 通过香烟的总流量 $Q_{1/2}$. 再求比值 $Q^{1/2}/Q_b$. (用前面分析中用到的等式 $\beta=b$.)

11. "蒂灰"是一个假想的香烟公司。它生产一种每支含 800 毫克(mg)焦油的香烟,烟草部分长 8 厘米,滤咀部分长 2 厘米。烟草对焦油的吸收率是每秒 $b=0.02$,而滤咀的吸收率是每秒 $\beta=0.08$. 如果用一架以 5 厘米/秒的速度吸烟的机器抽烟,试计算焦油通过香烟的总流量。这里假定吸烟过程中任何时刻散入大气的那部分烟所占比例为 0.7.

12. "蒂灰"公司希望每年拨款 1,000,000 美元(通常给美国癌症协会)作为改进香烟的研究投资。他们发现目前的研究机构估计可以通过降低总的焦油含量 W_0 来改进烟草,也可以通过增大吸收率 β 来改进滤咀。据估计,烟草中每降低一毫克焦油需要花费 1000 美元,而每增加 0.01 个单位的 β 需要花费 10,000 美元。应该怎样花这笔钱呢?换言之,应该怎样将这1000,000 美元分摊给烟草研究和滤咀研究。

附录:关于密度和流速的讨论

我们讨论每单位长度里 T 的质量密度。考虑任一时刻香烟中烟的"快照"。设 x 是香烟中除端点之外的任一点,考虑从 $x-(\varepsilon/2)$ 到 $x+(\varepsilon/2)$ 的香烟。对于不同的 ε,这一节烟中 T 的质量是不同的,ε 越大,所含质量就越多(见图 9.3)。

如用 $m(x,\varepsilon)$ 表示这一段 T 的质量,则 x 处的密度(单位长度里的质量)定义为

$$\rho(x) = \lim_{\varepsilon \to 0} \frac{m(x,\varepsilon)}{\varepsilon}. \tag{A1}$$

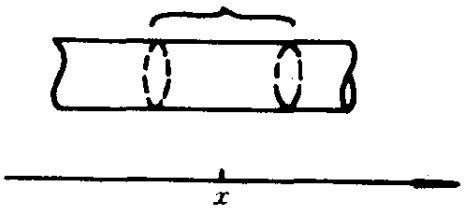


图 9.3

现在我们考虑总质量和质量密度之间的关系。

我们知道，如果 x_0 和 x_1 是香

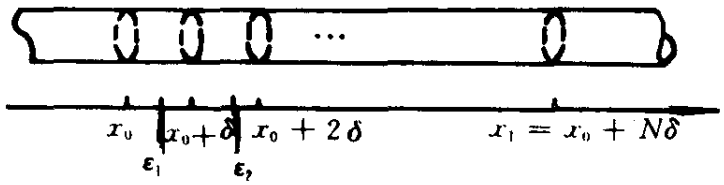


图 9.4

烟中的任意两点，那么 x_0, x_1 之间 T 的质量为 $m((x_0+x_1)/2, x_1-x_0)$. 但是，这一质量也等于 x_0 到 $x_0+\delta$ 之间、$x_0+\delta$ 到 $x_0+2\delta$ 之间等等诸段上 T 的质量总和，这里 $\delta=(x_1-x_0)/N$，N 是整数。于是

$$m\left(\frac{x_0+x_1, x_1-x_0}{2}\right) = m(\xi_1,\delta) + m(\xi_2,\varepsilon) + \cdots + m(\xi_N,\delta), \tag{A2}$$

其中 ξ_1 是 x_0 到 $x_0+\delta$ 的线段之中点，ξ_2 是 $x_0+\delta$ 到 $x_0+2\delta$ 的线段之中点，…

再由

$$m(\xi_j,\delta) = \frac{m(\xi_j,\sigma)}{\delta} \cdot \delta, \tag{A3}$$

质量变成

$$m\left(\frac{x_0+x_1}{2}, x_1-x_0\right) = \sum_j \frac{m(\xi_j,\delta)}{\delta} \cdot \delta. \tag{A4}$$

令 $N\to\infty$，则 $\delta\to 0$，于是和式变成

$$m\left(\frac{x_0+x_1}{2}, x_1-x_0\right)=\int_{x_0}^{x_1}\rho(x)\mathrm{d}x. \qquad (A5)$$

所以任一段香烟中 T 的质量等于密度在这一段上的积分。

现在我们讨论流速。设 V 是烟流向右方的(常)速度。换言之，如果在时刻 t 于 x 处对某"小薄片"的烟着色或使用某种示踪物加以辨认，那么在时刻 $t+\Delta t$，这"小薄片"就出现在 $x+V\Delta t$(图 9.5)。

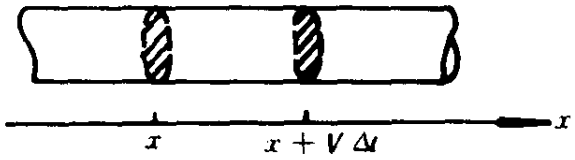


图 9.5

我们看到，在时间 Δt 内，经过位置 x 的那一节烟的长度为 $V\Delta t$. 换言之，在时刻 t，第一个经过 x 的那个"小薄片"位于 x 处，而经过 Δt 个时间单位后，这一小薄片移到 $x+V\Delta t$. 最后一个经过 x 的"小薄片"仍然处于 x，它刚刚到达那里。所有原来处于这两者之间的"小薄片"都在某个中间时刻经过 x.

在这一时间间隔里经过位置 x 的那些烟的质量是各个"小薄片"的质量总和，即

$$\int_x^{x+V\Delta t}\rho(\hat{x})\mathrm{d}\hat{x}. \qquad (A6)$$

通过 x 的质量流速 $q(x)$ 等于

$$q(x)=\lim_{\Delta t\to 0}\left[\frac{1}{\Delta t}\int_x^{x+V\Delta t}\rho(\hat{x})\mathrm{d}\hat{x}\right]. \qquad (A7)$$

如记 $I(\xi)=\int_x^{x+\xi}\rho(\hat{x})\mathrm{d}\hat{x}$，则由微积分基本定理得

$$\left.\frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}\xi}\right|_{\xi=0}=\rho(x)=\lim_{\xi\to 0}\frac{I(\xi)-I(0)}{\xi}=\lim_{\xi\to 0}\frac{I(\xi)}{\xi} \qquad (A8)$$

因此经过 x 的质量流速可写成

$$q(x) = V \cdot \lim_{\Delta t \to 0} \frac{1}{V\Delta t}\int_{x}^{x+V\Delta t} \rho(\hat{x})\mathrm{d}\hat{x} = V\rho(x). \quad (A9)$$

参 考 文 献

[1]B. Noble, *Applications of Undergraduate Mathemaucs in Engineering*. MAA and Macmillan, 1967.

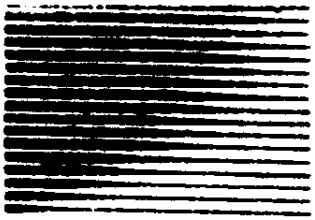
教 师 参 考

目的 研究如何计算烟草中某成份经燃烧后的释放量，本章还讨论流量和密度的概念。

预备知识 多元微积分，微分方程

时间 两次课

注 这一章多次运用微积分的概念，诸如基本定理－Riemann 积分、导数等。为求得答案还必须求解简单的一阶常微分方程。这些问题的简短论述可在 Ben Noble 的著作 Applicatians for Vndergraduate Mathematics in Engineering 中找到。



第Ⅲ部分

生态学

第 10 章

能量用于获取食物的效率(I):人

Fred S. Roberts *

1. 引　　言

1.1 问题

世界人口已达到 40 亿,并继续在快速增长;预计到 2000 年可达 70 亿([26]). 人们日益关心人类能否养活自己。目前已有一大部分人处于营养不良的状态,近年来,非洲的近撒哈拉沙漠地区和亚洲部分地区的饥荒一直是头条新闻。毫无疑问,由于农业系统,比如美国农业系统的生产率已高到难以令人置信的地步,也由于现代技术在世界性的食物生产中得到了应用(我们都听说过所谓的"绿色革命"),我们已经避免了更为严重的饥荒。要了解生产率的变化情况,我们只要注意如下的事实:据估计,在现代种植系统下,美国玉米每英亩** 的产量已从 1909 年的 26 蒲式耳增加到 1971 年的 87 蒲式耳。这一增长主要是在 1950 年以后发生的(见 Pimentel 等人的[29],444—445 页)。

不幸的是,现代农业生产率的提高是付出了代价的,这就是利

* Department of Mathematics, Rutgers University, New Brunswick. NJ08903.

** 1 英亩约合 4000 米^2=6 亩,1 蒲式耳约合 36 公升。——译注

用了大量的能量。在农业的早期阶段，用于食物生产的唯一能量是人力。随后人们渐渐发现动物可代替自己干些活。再后来，机器也加入了这一行列。现在，矿物燃料已成为农业生产的主要投入([12])，能量不仅用于驱使拖拉机绕农场行驶，而且也用于灌溉、用于生产、施肥、杀虫等等。(这甚至还没有考虑用于加工、运送到超级市场、储藏、在家里的准备等等所需要的能量)。如果能量廉价而又丰富(或看起来比较丰富)，那么所有这些利用能量的方式都无可非议。可是，现在人们已开始意识到，廉价、易得的能量快要用完。这就给我们是否有能力养活日益增长的人口提出了一系列严肃的问题。

显然，人类日益需要有效地利用能量。大量的生态学文献表明，相比之下动物在能量的利用方面是非常有效的。Hainsworth和Wotf([10])提出，动物的进化就是以有效地利用能量来捕食为目的的。Schoener([38])争论说，对于一类除大小之外其它方面都相同的捕食者来说，凡以最优方式获得能量以维持其食物需要的捕食者必将在大小上最优(从而将会得到进化)。Emlen([8])断言，自然选择使得那些在单位时间内获得最大热量值的吃食偏好得到发展。

在这两章的第一部分，我们将考虑用于获取食物能的能量利用效率的各种度量方法，然后研究使能量效率达到最优的一些策略，最后一节我们将前几节的讨论应用到人类的食物生产。下一章我们将利用使能量利用效率达到最优的各种策略来构造一系列有关动物在搜寻食物过程中的行为的数学模型。我们要对能量利用较为有效的捕食者建立模型，并对其吃食习惯、体型大小等等作些预测。这些生物学模型本质上都是描述性的，它描述一类试图有效地利用能量的捕食者的行为。相反，关于人利用能量的讨论从本质上说是约定俗成的，或者说是规范的，讨论的是应该怎样制定食物生产过程中有关能量利用的决策。

应当提到的是，虽然我们强调食物的能量，但吃食比仅仅获取能量还是具有更多的目的。动物和人都需要有一个“平衡的食谱”，这不仅要求食物具有足够大的热量值，而且还要有一定的蛋白质、维生素等成份的组合。我们将在一个地方简要提及我们对平衡食谱的需求，但我们只注重热量值。

1.2 本章的内容安排

这一章分为四节。第 1 节就是这个引言。第 2 节简要介绍以后要用到的生物学和物理学的某些背景知识。我们希望，只要这些简要的背景知识就能读懂本章的大部分内容。但应该强调，如果要对这里所提出的内容认真地进行扩展，或者要自己建立模型，那就需要更为深入的生物学和物理学知识。第 3 节引入效率的概念，并讨论定义效率的其它各种方法。这一节系统地提出“整体最优效率问题”并讨论解决这一问题的一些方法。这一章的最后一节，即第 4 节讨论人类食物生产的能量效率，然后研究求解整体最优效率问题的方法是否适用于人的食物生产。这一节最后还考虑在食物生产中提高能量效率的一系列策略，并对其中某些策略作数学上的分析。

2. 能与食物：生物学和物理学的一些背景知识

人和动物做功都是通过新陈代谢释放能量来实现的。所谓新陈代谢就是呼吸过程对食物的氧化。做功这个术语包括肌肉的弯曲与伸张，也包括把蛋白质合成为新的细胞。新陈代谢所用的能量源于太阳。植物吸收了太阳能，并通过光合作用将其转化为化学能。化学能进一步由植物传给小动物，由小动物传给大动物，如此等等，经历了一个食物链，有些能量最终传给了人。

生态学是研究食物链的科学，更一般地说，它研究的是生物与

生物之间，生物与其自然环境之间的相互关系。生物及其所处的自然环境构成了所谓的生态系统。我们将研究生态系统中能量的流动，研究这个主题的科学分支称为能量学，它涉及物理、化学和生物三者的结合。

能量，就像物理学家们所定义的那样，就是做功的能力。能量以各种各样的形式出现包括机械能、化学能、辐射能和热能。关于能量，关键的是它既不能被创造也不能被消灭，只能从一种形式转化为另一种形式。这就是热力学第一定律。

由于能量以多种形式出现，所以度量能量的单位也有多种。例如，把一个物体举起所做的功通常用所举物体的重量与所举的高度之积来度量。例如把重为1克的物体举高1厘米，那么克服引力所做的功称为1尔格。尔格是对功中所用机械能的度量。同样，热能也可以度量。把1克水的温度提高摄氏1度所需的热称为1卡，记为cal. 1千卡称为千克卡或千卡，简记为Kcal或Cal. Joule通过对机械能与热能之间转换的研究（具体地说，把水加热应做多少功），发现了二者之间的相互关系，即4.2×10^7尔格等于1卡。在研究农业的能量投入时，我们得把所用各种不同形式的能量转变成具有相同的单位，这一点非常重要。为与能量学的文献相一致，我们以后都用千卡来计量能量。

本节的大部分内容取材于Phillipson的[28]。多数基础生物学教科书都有有关能流的章节。较好的参考书有Colinvaux的[4]、Ricklefs的[35]、Odum的[27]和Reid的[34]。在能量学方面叙述更为详尽的著作有Kleiber的[16]、Lehninger的[19]、Miller的[24]和Wesley的[43]。

3. 效率和最优效率行为

3.1 效率的定义

考虑一个过程或者一项活动 a，它由一定数量的投入 $I(a)$ 产生出一定数量的产出 $O(a)$. 这项活动的效率可定义为

$$e(a) = \frac{I(a)}{O(a)} \tag{1}$$

例如，一个用来使房间加温的燃油炉消耗了一定量的油。这里，投入能量是燃烧所产生的热能，产出能量是实际到达房间的热能，燃油炉的效率即为两者之比。在正常情况下，燃油炉的效率大约在 0.60 到 0.65 之间，所以我们说燃油炉的效率是 60%—65%（见[6]，39 页）。同样，一项初始投入为 100 美元、产出为 200 美元的投资，其效率为 200/100=2 或 200%. 一般来说，我们要求投资的效率大于一。再最后举一例，如果用 500 千卡的能量来种植食物，所得产量相当于 6000 千卡食物能，那么这一农业过程的效率为 6000/500，即 12.

效率是热力学中相当常见的概念，它是度量投入与产出之相对值的一种很自然的方式。当然，效率也可用其它方式来定义。例如，Commoner（[6]，39 页）认为，测量燃油炉的效率应该考虑让房间加热到一定温度的所有各种可能的程序，再计算能够完成这一任务（比如加温到 70°）所需的最小工作量。最小工作量可由所能想象得到的最有效的加温过程来计算，而燃油炉的效率就是所能想象得到的最小工作量与用燃油炉来完成这项任务时所需的实际工作量之比。沿用美国物理协会一小分队的叫法，Commoner 把这种效率叫作“按照热力学第二定律的效率”。在这种意义上，燃油炉

的效率仅有 8.2%*. 另一种测量效率的办法是考虑净产出，即产出与投入的差除以投入：

$$\frac{O(a) - I(a)}{I(a)}.$$

还有其它一些测量方法把时间或别的什么因素搬进来，测量单位时间或这一别的因素每个单位的净产出。例如考虑

$$\frac{O(a) - I(a)}{T(a)}.$$

其中 $T(a)$ 可能表示进行活动 a 所需的时间。

在习题和本卷的第 11 章(Roberts 和 Marcus — Roberts 的[36])，我们还要回到后面这个概念。但在这里，我们要研究等式(1)所定义的效率 $e(a)$. 我们要寻求一些办法，以便从一堆活动中选择出既能使总效率最大又能达到一定目标的好些活动。

3.2 整体最优效率问题

假定我们面临着在一些活动、过程或种类中进行选择。每项活动 i 的投入为 I_i，产出为 O_i. 按照等式(1)，其效率定义为

$$e_i = \frac{O_i}{I_i}.$$

假定我们要完成足够多的活动或选择足够多的过程或种类，以便在一天或一年时间里总产出等于某个数 M. 我们将在第 4 节碰到这个问题，那里 O_i 是在一块土给定的土地上通过某给定的过程所产生的食物能，I_i 是用于这块地了上那个过程的能量。(以后需要增加一个限制，即每块土地都不能作多种用途，这是很容易做到的。)从捕食者的观点来看，我们在[36，第 4.7 节]也将碰到类似的问题，那里 O_i 是从第 i 种食物中得到的食物能，I_i 是捕获并吃掉第

---

* 使室内升温的最有效的办法是使用热泵，这种装置的作用与电冰箱相反，即以冷却室外来达到加温室内的目的。

i 种食物所需的能量。捕食者选择食物来吃，目的是为了吃进足够多的食物，以满足其日常的需求 M. 还有第三种解释方法，那是把 I_i 看作投入到第 i 个潜在投资项目的美元数，把 O_i 看 作为在这一项目上所期望得到的收成。我们要在一年的时间里选择一些投资项目使得收成达 M 美元。

我们要考虑的主要问题不仅有如何选择过程、种类或投资项目来达到预定的总产出，而且还有如何最有效地完成这些任务。疫 S 是一些过程、种类或投资项目的集合，它达到了预定的总产出。按照我们的一 般原则(1)，活动集合 S 的效率是产出除以投入，即

$$e(S)=\frac{\sum_{i\in S} O_i}{\sum_{i\in S} I_i} \tag{2}$$

我们将寻求一组过程、种类或投资项目的集合，使它具有最大的效率。问题可以正式叙述如下：

$$\left.\begin{array}{l}\max \quad e(S)=\dfrac{\sum_{i\in S} O_i}{\sum_{i\in S} I_i}\\ \text{受限制于} \sum_{i\in S} O_i = M\end{array}\right\} \tag{3}$$

当然，(3)可以化为在条件 $\sum_{i\in S} O_i = M$ 下求 $\sum_{i\in S} I_i$ 的最小值，但按(3)的 形式叙述问题较为方便，因为我们以后遇到的这种问题都以上述形式出现。

把(3)修改成

$$\left.\begin{array}{l}\max(S)=\dfrac{\sum_{i\in S} O_i}{\sum_{i\in S} I_i}\\ \text{受限制于} \sum_{i\in S} O_i \geqq M\end{array}\right\} \tag{4}$$

可能更为合理。问题(4)说的是我们至少达到预定产出，而问题(3)说的是刚好达到。以后我们要讨论(4)。现在我们只关注(3)，因为对捕食者的描述，问题(3)(或下面的修正形式(6))更为合理。事实上，(4)的解可能要求捕食者就自身需要而言在吃食上花过多的时间或者吃得过多，对于其它方面的解释，(3)和(4)都是合理的。

容易把问题(3)叙述为一个线性规划问题，它实际上是个整数规划问题。设 x_i 是 I 中含 i 的次数。当然，x_i 不是 0 就是 1，于是(3)变成

$$\left.\begin{array}{l}\max \dfrac{\sum_i x_i O_i}{\sum_i x_i I_i} \\ \text{受限制于} \sum_i x_i O_i = M \\ \qquad\qquad \text{对一切 } i, 0 \leqslant x_i \leqslant 1 \\ \qquad\qquad \text{对一切 } i, x_i \text{ 是整数}\end{array}\right\}. \tag{5}$$

这又等价于线性规划

$$\left.\begin{array}{l}\max \sum_i x_i I_i \\ \text{受限制于} \sum_i x_i O_i = M \\ \qquad\qquad \text{对一切 } i, 0 \leqslant x_i \leqslant 1 \\ \qquad\qquad \text{对一切 } i, x_i \text{ 是整数}\end{array}\right\}.$$

因此，可以用求解(整数)线性规划的常用方法来解决这个问题，但有时也可以用一种特殊的方法加以解决。这一点，我们下面就要看到。

我们称(3)为整体最优效率问题，或简称为 GOE 问题。当然，对于效率的其它定义，比如 3.1 节提到的那些定义，我们也可叙述

类似的问题。如果用每单位投入的净产出那一定义，那么问题就与现在的等价，这是因为一旦 O/I 取最大，则

$$\frac{O-I}{I}$$

也取最大。对于对单位时间的净产出求最大值的GOE 问题，我们将在练习中讨论。

求解GOE 问题的一种方法是“贪婪算法”。首先，选择 O_i/I_i 尽可能地大(在相等的情况下任意选择)的过程或种类 i. 其次，选择使 O_i/I_i 达到次最大的过程 i. 如此继续直到达到预定的产出为止。这种办法与我们平常所作是一致的。每进行一步都要使所作的选择具有最优的效率。在优化投资项目时，我们先 选择最好的投资项目，然后，如果还有钱多余，再选择次最好的投资项目，如此等等。

不幸的是，如果我们要求恰好达到预定的产出总和 M，那么上述的贪婪法或贪婪算法就可能会使我们走过了头。举个例子来说，表 1 列出了若干过程及其投入与产出。假定所需的 M 为 1000. 贪婪算法会这样进行：首先选择过程 2，因为 $e_2=8.6$ 是最大的效率。其次选择过程 3，因为 $e_3=8.3$ 是次最大效率。可惜，O_2+O_3 已大于 $M=1000$. 所以，对于GOE 问题(3)，贪婪算法并没有给出其可行解，即满足

$$\sum_{i\in S} O_i = M,$$

的解。

表 1　$M=1000$

过程 i	1	2	3	4	5	6
产出 O_i	100	600	500	200	400	300
投入 I_i	100	70	60	80	50	70
效率 $e_i=O_i/I_i$	1.0	8.6	8.3	2.5	8.0	4.3

贪婪算法的一个变种，姑且叫次贪婪算法，是这样的。在每一步都选择使 $\sum O_i$ 不超过 M 的最大效率(在相等的情况下，像平常所作的一样也任意选择)。用这种方法求解上述问题，我们就先选过程 2 再选过程 5. 习题 7 要求读者构造一个例子使得由次贪婪算法 求出的不是可行解。习题 8 将进一步研究这种方法。

表 2 列出了表 1 那个问题的所有可行解，即所有满足

$$\sum_{i\in S} O_i = 1000$$

的过程子集 S(读者应该验证一下自己算出来的是否与这个表一致)。

表 2　以表 1 为数据的 GOE 问题的可行解

过程子集 S	$e(S)=\sum_{i\in S}O_i/\sum_{i\in S}I_i$
1,2,6	1000/240
1,3,5	1000/210
1,4,5,6	1000/300
2,5	1000/120
3,4,6	1000/210

显然，由过程 2 和过程 5 构成的子集是最优解，因为 1000/12 是所有 $e(S)$中的最大者。这个解刚好是次贪婪算法求出的解。但这不是普遍规律，即使一个 GOE 问题有可行解，该算法也不一定达到问题的最优解。习题 8 要求读者说明这一点。

如果仍用表 1 的数据，但 M 由 1000 变为 1100，则贪婪算法的确求得可行解。这个解就是选择过程 2 和 3. 表 3 列出了这种情况下所有的可行解。(这里读者也应该验证一下自己算出来的是否与这个表一致。)容易看到，贪婪算法求得了最大的 $e(S)$，因而所求

之解是这个GOE问题的最优解。这决不是偶然的。

表3　以表1为数据、M变为1100的GOE问题的可行解

过程子集 S	$e(S)=\sum_{i\in S}O_i/\sum_{i\in S}I_i$
1,2,5	1100/220
1,3,4,6	1100/310
2,3	1100/130
2,4,6	1100/220
3,4,5	1100/190

定理　如果由贪婪算法求得GOE问题的一个可行解，则它必为最优解。*

我们将在3.3节证明这个定理。它断言的是局部优化（即每一步进行优化）有时能达到整体优化的效果。这个结果实在出人意外，因为一般说来表达式

$$\frac{\sum O_i}{\sum I_i}$$

与表达式

$$\sum \frac{O_i}{I_i}$$

很不相同。

我们已经看到，贪婪算法并不总是求得GOE问题(3)的最优解。在第4节我们要问，当人利用能量生产食物时，贪婪算法是否可得可行解。另一方面，我们当中许多人为了提高效率，往往用贪

* 如果有效率相等，则由贪婪算法得到的每个解都是最优的。

婪算法进行选择，比如选择投资项目。这或许是由于我们不在乎比所需要的产出总量(能量或投资收成)M 多出一点儿。我们求解的或许是GOE 问题的如下变种：

$$\left.\begin{aligned} &\max e(S)=\frac{\sum_{i\in S}O_i}{\sum_{i\in S}I_i}\\ &\text{受限制于}\sum_{i\in S}O_i\geqslant M\\ &\text{且对 } S \text{ 的一切真子集 } T\\ &\qquad\sum_{i\in T}O_i<M \end{aligned}\right\} \tag{6}$$

在这个问题中，我们选择 S 使整体效率 $e(S)$ 最大并达到所需的产出总量，但只刚刚达到，也就是说，在 S 中除去任何过程都达不到这个需求量。只要这个问题的可行解存在，贪婪算法就总能求出其中的一个。但奇怪的是，这种解不一定是最优的。举个例子来说，考虑表 4 的数据，其中 $M=760$. 根据贪婪算法，我们选择过程 1 和 2，相应的整体效率是 1000/150=6.7. 可是，选择过程 1 和 3 所得的可行解，其整体效率 760/105=7.2 更大。所以，用贪婪算法求解(6)未必能得到最优解。

在本卷第 11 章(Roberts 和 Marcus—Roberts 的[36])将提出的一些数学模型里，我们将假定动物优化能量效率时采用贪婪算法。科学哲学家们企图把行为的描述性模型与行为的传统模型或规范模型区别开来。描述性模型描述生物会怎样行动，而传统模型描述生物应该怎样行动。因为已经看到贪婪算法不一定达到最优，所以我们充其量只能把这些利用贪婪算法的模型看作是描述性的，而不能看作是传统的。这些模型都基于这样一个假设，即生物都试图进行优化，并为此选择一种很自然的办法(这或许是它们的大脑所能一步一步处理的唯一办法)。但是，它们所用方法可能达不到最优化的目的。

表 4　$M=760$

i	1	2	3
O_i	750	250	10
I_i	100	50	5
$e_i=O_i/I_i$	7.5	5	2

前面我们已经看到，要考虑的问题可能不是 GOE 问题(3)，而是问题(4)：

$$\left.\begin{array}{l}\max \dfrac{\sum\limits_{i\in S} O_i}{\sum\limits_{i\in S} I_i} \\ \text{受限制于} \sum\limits_{i\in S} O_i \geqslant M\end{array}\right\} \tag{4}$$

注意，如果把(3)的目标改成求 $\sum_{i\in S} I_i$ 的最小值，我们就得到与(3)等价的问题。在(4)中作同样的替换就得到问题

$$\left.\begin{array}{l}\min \sum\limits_{i\in S} I_i \\ \text{受限制于} \sum\limits_{i\in S} O_i \geqslant M\end{array}\right\} \tag{4a}$$

我们把(4a)称为投入最小化问题。读者应该注意，(4)和(4a)是不等价的(习题 15)。

我们可能会问，用贪婪算法求得的问题(6)的解是否必为(4)的最优解。答案是否定的，习题 14a 要求读者说明这一点，对于(4)，我们也可能提到一种不同的贪婪算法，即贪婪最小化算法。这种算法是先选取使 I_i 取最小的活动，再在剩下的当中选取使 I_i 取最小的活动，如此继续直至达到或超过产出 M. 习题 14b 将要求读者证明贪婪最小化算法未必求得问题的最优解。

练　习

1. 考虑表5的数据。解该GOE问题，并将所得之解与用贪婪算法求出的解（如果有）作比较。

表5　$M=800$

i	1	2	3	4	5	6
O_i	200	400	350	200	400	450
I_i	150	250	175	40	100	150

2. 求由表5确定的GOE问题的次贪婪解，并与最优解作比较。
3. 用表5的数据求解(6)，并将最优解与贪婪解作比较。
4. 对表6的数据重复练习1.

表6　$M=1000$

i	1	2	3	4	5	6
O_i	800	400	600	800	200	200
I_i	400	200	400	500	50	40

5. 对表6的数据重复练习2.
6. 对表6的数据重复练习3.
7. 证明：即使GOE问题的可行解确实存在，次贪婪算法也未必达到其可行解。
8. 证明对于GOE问题，次贪婪算法所求之解可以是非最优的可行解。
9. 证明：如果因数据相等而引起两可性，就有可能出现这样的情况，即在用贪婪算法求解GOE问题时，一种选择得到可行解，而另一种选择得到的解却不可行。
10. GOE问题及其变种(6)与应用运筹学中的一类重要问题，即背包问题有关。所谓背包问题就是：假定在飞向火星的宇宙飞船中考虑携带 p 种不同的仪器。第 i 种仪器的科学价值为 s_i，重量为 W_i. 那么选择哪些科学仪器才能使得总的科学价值尽可能地大，而所携带的仪器的总重量又不超过某最大值 M.

设 x_i 为所携带的第 i 种仪器的单位数，则 $x=0$ 或 1. 于是该问题可用数学式子表示出来，要解决的是

$$\left.\begin{aligned} &\max \sum_{i=1}^{p} x_i S_i \\ &\text{受限制于} \sum_{i=1}^{p} x_i W_i \leqslant M \\ &0 \leqslant x_i \leqslant 1, \quad i=1,2,\cdots,p \\ &x_i \text{ 为整数}, i=1,2,\cdots,p \end{aligned}\right\} \tag{7}$$

问题(7)是典型的整数规划问题，称为背包问题(把宇宙飞船设想成背包)。这个问题很容易化成求最小而不是求最大的问题；或化成允许 x_i 取任意非负整数，而不仅仅是 0 和 1 的问题；还可以化成要求 $\sum_{x_i W_i} \geqslant M$ 或 $\sum_{x_i W_i} = M$ 的问题。有关背包问题的更为详尽的讨论可在 Garfinkel 和 Nemhauster 的[9]中找到。

(a)阐述求解背包问题的贪婪算法。

(b)考虑这样一个具体问题：这里宇宙飞船考虑携带的仪器有四种，其价值和重量如表 7 所示。设=5，先求出这个问题所有的可行解，再求出一个最优解和一个贪婪解，并确定贪婪解是否最优。

表 7　$M=5$

i	1	2	3	4
S_i	8	6	10	11
W_i	5	1	3	2

(c)改变表 7 的数据，使得 s_1 由 8 就成 15. 求出所有的可行解、一个最优解和一个贪婪解，并验证该贪婪解是否最优。(注：Magazine 等人的[22]讨论了在什么条件下贪婪算法的确求得背包问题的最优解。)

11. 用贪婪算法求解 GOE 问题启示我们考虑如下的问题：

$$\left.\begin{aligned} &\max \sum_{i \in S} \frac{O_i}{I_i} \\ &\text{受限制于} \sum_{i \in S} O_i = M \end{aligned}\right\} \tag{8}$$

这个问题可称为局部最优效率问题或 LOE 问题。试对下面的数据求解

这种问题。

(a)表 1 的数据。

(b)表 1 的数据，但 M 变成 1100.

(c)表 4 的数据。

(d)表 5 的数据。

(e)表 6 的数据。

12. 将练习 11 的 LOE 问题转化成背包问题(练习 10)。

13. 虽然 GOE 问题与练习 11 的 LOE 问题有紧密的联系，但两者的解是截然不同的。证明：贪婪解有时对于这两个问题都是可行的，从而是第一个问题的最优解，但却不是第二个问题的最优解。这表明我们对于优化效率的直觉并非很精确。(提示：考虑练习 11(b)的答案。)

14. (a)证明：对(6)，贪婪算法求得的解未必是相应问题(4)的最优解。

(b)证明：对于问题(4)，贪婪最小化算法未必达到最优解。

15. 证明问题(4)和(4a)不等价。

16. 讨论问题(4)的贪婪最小化解与问题(3)和(6)的最优解之间的关系。

17. 把练习 10 的背包问题修改一下，假定只有在所携带仪器的总科学价值至少达到某最小量 M 时，到达火星的旅程才值得一试。所以问题是要选择携带总科学价值至少是 M 的仪器，使其重量达到最小。

(a)把这个问题表述为线性规划问题。(这个问题也称为背包问题。)

(b)讨论这个问题与问题(4a)之间的关系。

(c)假定重量、科学价值和 M 与练习 10 一样，试求出这个问题的最优解，并与贪婪解作比较。

18. 考虑单位时间净产出的优化问题。每个过程都有一投入 I_i，产出 O_i 和时间 T_i，其效率定义为

$$\frac{O_i - I_i}{T_i}$$

而过程集合 S 的效率定义成

$$\frac{\sum_{i \in S}(O_i - I_i)}{\sum_{i \in S} T_i}$$

(a)表述类似的 GOE 问题。

(b)描述贪婪算法和次贪婪算法的含意。

(c)讨论贪婪解(如果存在)、次贪婪解和最优解之间的相互关系。

(d)对类似的问题(6)，重复上述练习。

(e)类似地，对练习 11 中的 LOE 问题(8)，重复上述练习。

3.3 GOE 问题贪婪解之最优性的证明*

我们将证明，如果 GOE 问题(3)的贪婪解是可行的，则它也是最优的。证明方法是对 S 中的过程数目进行归纳。我们需要如下两个引理。

引理 1 假定 $a_i>0, b_i>0$，和 $a_i/b_i \geqslant x$ 对于 $i=1,2,\cdots,p$ 都成立。则

$$\frac{\sum_{i=1}^{p} a_i}{\sum_{i=1}^{p} b_i} \geqslant x.$$

证明 对一切 i 我们有 $a_i \geqslant b_i x$，所以

$$\frac{\sum a_i}{\sum b_i} = \frac{a_1 + a_2 + \cdots + a_p}{b_1 + b_2 + \cdots + b_p}$$

$$\geqslant \frac{b_1 x + b_2 x + \cdots + b_p x}{b_1 + b_2 + \cdots + b_p} = x$$

引理 2 假定 $c_i>0, d_i>0, c_i/d_i \leqslant x$ 对于 $i=1,2,\cdots,r$ 都成立，则

$$\frac{\sum_{i=1}^{r} c_i}{\sum_{i=1}^{r} d_i} \leqslant x.$$

证明类似。

假定 S 是 GOE 问题的可行贪婪解，于是 S 是可行的。再假定 T 是任一可行解。设 (a_1,b_1) 是 S 中第一个元素的 (O,I)（即，使 O/I 达到最大的那一个），(a_2,b_2) 是 S 中第二个元素的 (O,I)，如此等

---

* 省略这一节不影响内容的连贯性。

等，(a_p,b_p)是 S 中最后一个元素的(O,I). 于是

$$\frac{a_1}{b_1}\geqslant\frac{a_2}{b_2}\geqslant\cdots\geqslant\frac{a_p}{b_p} \tag{9}$$

将 T 中元素所对应的二元偶记为$(c_1,d_1),(c_2,d_2),\cdots,(c_r,d_r)$，其中

$$\frac{c_1}{d_1}\geqslant\frac{c_2}{d_2}\geqslant\cdots\geqslant\frac{c_r}{d_r} \tag{10}$$

(注意，r 可能等于，也可能不等于 p)我们要证明的是

$$\frac{\sum_{i=1}^{p}a_i}{\sum_{i=1}^{p}b_i}\geqslant\frac{\sum_{j=1}^{r}c_j}{\sum_{j=1}^{r}d_j}. \tag{11}$$

假定 S 只有一个过程，即 $p=1$，那么对一切 j，

$$\frac{a_1}{b_1}\geqslant\frac{c_j}{d_j},$$

因为否则的话，S 就不是贪婪解。取 $x=a_1/b_1$，根据引理 2，(11)成立。这就证明了定理对于只有一个过程的解 S 成立。

现在假定定理对于具有少于 p 个 过程的 S 成立，我们证明定理对于具有 p 个过程的 S 也成立。考虑如下两种情形：

情形 1

$$\frac{a_p}{b_p}\geqslant\frac{c_1}{d_1},$$

情形 2

$$\frac{c_1}{d_1}>\frac{a_p}{b_p}$$

情形 1　在这种情况下，由(9)，$a_i/b_i\geqslant c_1/d_1$ 对一切 i 都成立，所以根据引理 1，

$$\frac{\sum_{i=1}^{p} a_i}{\sum_{i=1}^{p} b_i} \geqslant \frac{c_1}{d_1}$$

于是，由(10)，对一切 j，

$$\frac{\sum_{i=1}^{p} a_i}{\sum_{i=1}^{p} b_i} \geqslant \frac{c_j}{d_j}, \text{对所有的 } j.$$

取 $x = \sum a_i / \sum b_i$，则引理 2 蕴含

$$\frac{\sum_{i=1}^{p} a_i}{\sum_{i=1}^{p} b_i} \geqslant \frac{\sum_{i=1}^{r} j_i}{\sum_{j=1}^{r} d_j}$$

这就是所要证明的。

情形 2 我们知道 $c_1/d_1 > a_p/b_p$. 如果 u 是具有产出—投入偶 (c_1, d_1) 的过程，则 u 必在 S 中，因为否则的话，我们原来就会选择优于 (a_p, b_p) 的过程 u，从而推得 S 不是贪婪解。因此，对于某 k，u 具有产出—投入偶 (a_k, b_k)，且 $a_k = c_1, b_k = d_1$. 设 S' 由 S 中除 u 之外的所有过程组成，T' 由 T 中除 u 之外的所有过程组成。容易证明 S' 是这样一个新的 GOE 问题的可行贪婪解，它是从原 GOE 问题中除去过程 u，并使 M 减小 a_k 而得到的。同样，T' 也是该 GOE 问题的可行解。把归纳假设应用于 S' 如 T'，我们有

$$\frac{\sum_{i \neq k} a_i}{\sum_{i \neq k} b_i} \geqslant \frac{\sum_{j \neq 1} c_j}{\sum_{j \neq 1} d_j} \tag{12}$$

因为 S' 和 T' 是同一 GOE 问题的两个可行解。故

$$\sum_{i \neq k} a_i = \sum_{j \neq 1} c_j$$

所以(12)蕴含

$$\sum_{i\neq k} b_i \leqq \sum_{j\neq 1} d_j$$

最后，由于 $a_k=c_1, b_k=d_1$，我们有

$$\sum_i a_i = \sum_j c_j \tag{13}$$

$$\sum_i b_i \leqq \sum_j d_j \tag{14}$$

(13)和(14)一起表明(11)成立，这就完成了定理的证明。

练　习

19. 证明引理 2.

20. 证明：一般来说，

$$\frac{\sum_{i=2}^{p} a_i}{\sum_{i=2}^{p} b_i} \geqslant \frac{\sum_{j=2}^{r} c_j}{\sum_{j=2}^{r} d_j}.$$

$$a_1 = c_1,$$
$$b_1 = d_1,$$

和

$$\frac{\sum_{i=1}^{p} a_i}{\sum_{i=1}^{p} b_i} < \frac{\sum_{j=1}^{r} c_j}{\sum_{j=1}^{r} d_j}.$$

同时成立是可能的。

（所以直观的证明方法是错误的。）

4. 人获取食物的能量利用

4.1 总能量核算*

我们在引言里曾经指出，虽然动物在获取食物的过程中非常有效地利用能量，但人，至少是现代的人，往往不是这样。在这一节，我们要计算现代农业的有效性究竟有多大，并讨论在用于食物生产的能量有一些限制的情况下，为世界上几十亿人口提供足够多粮食的一些策略。

Heichel[12]将农业定义为把太阳能作为食物能收集并储藏在植物和动物产品中。最原始的农业仅仅利用人的能量作为生产食物的投入。人从食物中获得所有的能量。所以从能量学的意义上说，人应当尽可能地发挥其效率。其能量效率定义为

$$e = \frac{\text{从食物中获得的能量}}{\text{人用于获得或种植食物的能量}} \tag{15}$$

它必须至少是1，而且实际上比1要大得多，因为必须有足够多的能量留下来供自身成长、建造住所、击退顽敌等等。之后，人们渐渐发现可用草食动物来取代人类完成种植食物的部分工作。这时，(15)的能量效率 e 增大了，因为人们种植相同数量或更多的食物而自身付出较少的能量。过了很长一段时间，人们开始利用矿物油发动机来协助进行农业生产，这时能量效率 e 进一步增大。当人们开始利用化肥和大量的灌溉来增加食物产量、缩短种植时间时，e同样得到了提高。Heichel[12]把这种通过动物、化学产品、机器而投入耕作或灌溉的额外能量称为辅助能或耕作能。由于耕作能的不足日益明显，人们认识到用公式(15)来计算农业的效率不能反映

---

* 本小节主要取材于Hayes的[11]、Heichel的[12]、Hirst的[13]、Pimentel等人的[29]、Pimentel等人的[31]和Rapoport的[33]。

全部的情况。要知道我们利用能量获取食物的有效性有多大，或许应该用公式

$$e = \frac{\text{从食物中获取的能量}}{\text{用于获取或种植食物的总能量}} \qquad (16)$$

(16)中 e 的测量过程称为总能量核算。我们要简要地研究如何获得农业的总能量核算。*

Pimentel 等人[29]对美国从 1945 到 1970 的若干年里的玉米生产作了总能量核算。他们先考虑玉米生产的各种投入。有关投入的数据经修改发表在 Pimentel 等人的论文[30]上，如表 8 所示。(作这样一个总能量核算是相当困难的，例如必须估计有多少能量用于把机器和供应品传送到玉米场地，有多少能量用于灌溉等等。)**

表 8 的数据隐含着许多内容。例如，它表明从 1945 到 1970 年每公顷土地(1 公顷＝约 2.5 英亩。1 英亩＝约 0.4 公顷)的劳动力投入下降了 60%多。同时，每公顷的玉米产量从 2132 公斤增加到 5080 公斤左右。用蒲式耳来计量，这相当于从 1945 年的每公顷 85 蒲式耳增加到 1970 年的每公顷 203 蒲式耳。把产量和劳动力数据结合起来，我们可以算得，1945 年普通农民用 40 分钟生产一蒲式耳的玉米，而在 1970 年只有 6.5 分钟，降了一大截。继续观察表 8 我们看到，所有机器的燃料消耗从 1945 年的每公顷 140 升(37 加仑)增加到 1970 年的 206 升(53 加仑)。氮肥的施用增加得更为剧烈，从 1945 年的每公顷 8 千克(约 18 磅)增加到 1970 年的 125 千克(约 280 磅)。

---

* 总能量核算有时称为净能量分析，这方面目前有大量的文献，较全面的有 Bullard 等人的[3]、Connolly 和 Spraul[7]、Leach 的[18]和 Roberts 的[37]。

** Pimentel 等人的这一研究受到许多作者的批评，理由是多种多样的，例如忽视了化肥生产、机器生产以及耕作中的技术进步等因素；计入了某些非农用的能量，比如用于农场主家庭汽车的燃料；还两次计算了电(分别包括在基本用途和灌溉中)。最近，Smil 等人[39]企图弥补 Pimentel 等人研究中的这些缺陷，同时也阐明了这种能量分析的困难以及内在的模糊性。

表 8　在选定的若干年头里，美国 1 公顷普通玉米地上玉米生产的投入*

投入(单位)	1945	1950	1954	1959	1964	1970
劳动力(小时)	57	44	42	35	27	22
机械(千卡)	444,600	617,500	741,000	864,500	1,037,400	1,037,400
燃料(升)	140	159	178	187	197	206
氮(千克)	8	17	30	46	65	125
磷(千克)	8	11	13	18	20	35
钾(千克)	6	11	20	34	46	67
种子(千克)	11	13	16	19	21	21
灌溉(千克)	103,740	128,440	148,200	170,430	187,720	187,720
除虫剂(千克)	0	0.11	0.34	0.78	1.12	1.12
除草剂(千克)	0	0.06	0.11	0.28	0.43	1.12
干燥剂(千克)	9,880	34,580	74,100	163,020	247,000	296,400
电力(千卡)	79,040	133,380	247,000	345,800	501,410	765,700
运输(千卡)	49,400	74,100	111,150	148,200	172,900	172,900
玉米产量(千克/小时)	2,132	2,383	2,572	3,387	4,265	5,080

* 摘自 Pimentel 等人的论文[30]，其中数据从 Pimentel 等人的[29]修改而得。

为了充分利用表8的数据，必须把每个数据转化成相同的单位。我们自然选择这一共同的单位为千卡。把表8的所有数据转化为千卡，这牵涉到一些困难的决断。例如，如果把氮肥的生产和加工都包括进来，那么1磅氮估计等价于8400千卡。同样，要考虑如何把劳动力的小时转化为千卡，把除虫剂的使用转化为千卡等等。有些决断是，很难作出来的。例如，如果使用动物，那么对于在庄稼地里吃的食物、整个生长季节吃的食物以及常年吃的食物，所摄取的能量是不是一样呢？不管怎么样，Pimentel 等人[29]已尝试把表8的数据转化成以千卡为单位，其结果经修改重新发表于 Pimentel 等人的[30]，如表9所示。从表9我们看到，1945 年1公顷玉米地产出为 7 504 640 千卡，投入为 2 314 442 千卡，能量效率(16)为 3.24. 到 1970 年，产量激剧增加到每公顷 17 881 600 千卡，但能量投入也激剧增加到 7 104 612 千卡，所以能量效率为 2.52，小于 1945 年的效率。

与此相对照，表10是墨西可只用人力的玉米生产的能量投入表，其能量效率是 10.13.

表11给出不同农业过程下一些作物的产量和能量效率。例如，在墨西哥利用公牛种植玉米，其能量效率只有 3.38，而仅仅利用人力的效率是 10.13；现代美国农业的效率是 2.52. 从这些数据我们还可以看到不同作物的能量效率能有多大的差别。例如，对于现代美国的农业，大米生产的能量效率只略大于1，大大小于玉米生产的能量效率。甜菜的能量效率比1小，这就是说种植甜菜所花的能量比从吃甜菜中获得的能量还多。相比之下，菲律宾只用水牛的大米生产的能量效率估计有 16. Papoport[34]估计了新几内亚天盟巴加的印第安人用原始办法种植甘薯的能量效率，大约为 16.5*。迄今为止，最原始的农业生产方式一直是能量最有效的。

---

* 有些植物在特别适宜的地区生长有更高的效率。例如不用机械和动物，木薯生长在刚果的利奥波德维尔地区，效率高达 37.5.（见 Pimentel 等人的[30]，29 页。）

表 9　在选定年头里美国每公顷玉米生产的能量投入(单位:千卡)*

投入	1945	1750	1954	1959	1964	1970
劳动力	31 022	23 947	22 859	19 049	14 695	11 974
机械	444 600	617 500	741 000	864 500	1 037 400	1 037 400
燃料	1 339 800	1 521 630	1 703 460	1 789 590	1 885 290	1 971 420
氮	140 800	299 200	528 000	809 600	1 144 000	2 200 000
磷	25 520	35 090	41 470	57 420	63 800	111 650
钾	13 200	24 200	44 000	74 800	101 200	147 400
种子	77 440	91 520	112 640	133 760	147 840	147 840
灌溉	103 740	128 440	148 200	170 430	187 720	187 720
除虫剂	0	2 662	8 228	18 876	27 104	27 104
除草剂	0	1 452	2 662	6 776	10 406	27 104
干燥剂	9 880	34 580	74 100	163 020	247 000	296 400
电力	79 040	133 380	247 000	345 800	501 410	765 700
运输	49 400	74 100	111 150	148 200	172 900	172 900
总投入	2 314 442	2 987 701	3 784 769	4 601 821	5 540 765	7 104 612
玉米产量	7 504 640	8 388 160	9 053 440	11 922 240	15 012 800	17 881 600
赢利(千卡)/投入(千卡)	3.24	2.81	2.39	2.59	2.71	2.52

*　摘自 Pimentel 等人的[30],其中数据从 Pimentel 等人的[29]修改而得。

表 10　墨西哥只用人力种植玉米的每年每公顷能量投入*

投入	数量	千卡数
劳动力	1 144 小时	622 622
斧锄	16 500 千卡	16 500
种子	10.4 千克	36 608
总数		675 730
玉米产量	1 944 千克	6 842 880
赢利(千卡)/投入(千卡)		10.3

* 摘自 Pimentel 等人的[30]，数据来自 Lewis 的[20]。

表 11　不同种植系统下不同作物的产量和能量效率

食物	生产方式	产量（千卡/公顷/年）	能量投入（千卡/公顷/年）	能量效率（产量/投入）
玉米[a]	美国，1945 年	7 504 640	2 314 442	3.24
玉米[a]	美国，1970 年	17 881 600	7 104 612	2.52
玉米[a]	墨西哥，用人力	6 842 880	675 730	10.13
玉米[b]	墨西哥，用公牛	3 312 320	979 456	3.38
玉米[a]	美国，现在	21 039 480	15 352 015	1.37
大米[a]	菲律宾，现在	6 004 020	1 831 298	3.28
大米[b]	菲律宾，用水牛	1 500 000	93 750	16.00
甜菜[b]	美国，现在	250 000	?	小于 1
甘薯[c]	新几内亚天盟巴加的印第安人，用人力	1 440 260	87 288	16.5

a：Pimentel 等人的[30].

b：Heichel 的[12]，用 1 公顷＝2.5 英亩转化为公顷。

c：Rapoport 的[33]，用 1 公顷＝2.5 英亩转化为公顷。

表 12　基本数据总结

	乐观估值	悲观估值
每人每年的热需求量	10^6 千卡	
世界上的可用耕地	3.6×10^9 公顷	1.6×10^9 公顷
每年每公顷土地上接收到的太阳能	11×10^9 千卡	5×10^9 千卡

4.2　贪婪算法的应用

假如人在生产食物时要尽可能地高效率，那么他会怎样生产食物呢？我们要用第 3 节的方法，把人面临的问题表述为整体最优效率问题。为此先得计算人的能量需求 M. 对于一个中等活跃、体重 170 磅的人来说，每天的热需求量大约为 3000 千卡（见 Kleiber 的[16]和 Brown [2]）。我们将在这一卷的下一章 2.3 节说明如何得出这个数字。不大活跃或体重较轻者需要较少的热量，而比较活跃或体重较大者需要较多的热量*。按照每天需要 3000 千卡计算，每年大约需要 1.1×10^6 千卡。为讨论方便，我们把 10^6，即一百万作为每人的年热需求量（按千卡计）。下面先把这种数据列成表 12，供以后参考。如果人口为 p，那么热的年需求量为 $p\times10^6$ 千卡。这些数据就是 GOE 问题的能量需求 M.

为获得 M 千卡的食物能，我们必须对手头的每英亩或每公顷土地选择一种作物及其种植方式。假定我们利用贪婪算法，并针对每一公顷土地都选择效率最高的作物及其与之相适应的种植方式。为讨论方便，我们局限于表 11 的作物和生产方式，同时假定产

* 目前，世界上至少有 50% 的人每天吸收的热量不超过 2250 千卡，这仅够维持生命（见 Brown 的[2]和联合国粮农组织的[40]）。

量和效率都与土地的特性无关——这是一步巨大的简化。这时按照贪婪算法，得在每公顷土地上照天盟巴加人的办法种植甘薯，或许还有些土地要照菲律宾人的原始办法只用水牛生产大米。从表11可知，这两种方法每年每公顷土地的产量大约为1.5×10^6千卡。假如我们需要养活p个人，从而需要达到$M=P\times10^6$千卡的食物能，那么这一算法是不是就达到了GOE问题的"解"呢？为了搞清楚这个问题，我们得计算一下有多少公顷的耕地可用于种植作物。在地球这个行星上大约有36×10^9英亩土地，其中大约只有四分之一，即9×10^9公倾（或3.6×10^9公顷）适合于农业生产（见Brown的[2]，130—131页）。研究世界粮食供应的总统科学顾问委员会[32]把这个数估计为3.2×10^9公顷。目前耕种的大约是这么多土地的一半，也就是最肥沃、最容易开发的那部分（见Meadow等人的[32]。这部分土地差不多就是所有合乎情理的耕地了（见Pimentel等人的[30]，1页）。目前，最肥沃的农业用地正迅速转化为城市用地，所以可用耕地更为悲观的估计只有1.6×10^9公顷。如果所有的耕地（包括边远耕地）都用于农业生产，那么按每年每公顷产量为1.5×10^6千卡计算，预计每年的总产量是$(3.6\times10^9)\times(1.5\times10^6)=5.4\times10^{15}$千卡。因为每人需要$10^6$千卡（表12），所以，如果世界粮食平均分摊，那么该产量可以供养的人口总数是

$$\frac{5.4\times10^{15}}{10^6}=5.4\times10^9\text{人},$$

即大约54亿人。这个数大于目前的世界人口总数，但小于所预测的2000年人口总数70亿（见美国科学院的[26]）。简而言之，对于目前的需求量M，贪婪算法提供的产量和生产率足足有余，但对于2000年的需求量却不然。我们已经作了几个很强的假设：1）贪婪解生产方式（种甘薯或只用水牛种大米）的产量与最理想的土地上的产量一样高；2）耕地数量具有最乐观的估计值，而且所有耕地都用于种植；3）粮食可平均分摊。可见，我们甚至还不知道这种农

业是不是真的能养活当今世界的全部人口。因此，贪婪算法并不一定能达到整体最优效率问题的解，因为它不一定导致生产足够多的粮食。

为求得在这些条件下 GOE 问题的解，我们需要用线性规划的方法。怎么用呢？为简单计，假定我们只用大米来满足 100 亿人口的热量需求，而且我们局限于表 11 提到的生产大米的两种方法，即，(1)现代菲律宾人用的方法；(2)菲律宾用水牛生产大米的办法。设 h_i 为用方法 (i)种植大米的公顷数，又假定所有的耕地都可利用，则

$$h_1 + h_2 \leqslant 3.6 \times 10^9, \tag{17}$$

上式右端为全世界的耕地总数(表 12)。由表 11，粮食总产量大约为

$$O = (6 \times 10^6)h_1 + (1.5 \times 10^6)h_2 \text{ 千卡} \tag{18}$$

能量总投入约为

$$I = (1.8 \times 10^6)h_1 + (9 \times 10^4)h_2 \text{ 千卡} \tag{19}$$

我们要求 O 能供养 100 亿的人口，其热量需求(利用表 12)等于

$$10^{10} \times 10^6 = 10^{16} \text{ 千卡。}$$

所以我们要求

$$(6 \times 10^6)h_1 + (1.5 \times 10^6)h_2 = 10^{16} \tag{20}$$

这里照样假定世界的粮食可以平均分摊。于是问题化为在约束(17)和(20)下求(19)中 I 的最小值，当然还有约束

$$h_1 \geqslant O, h_2 \geqslant O, h_1, h_2 \text{ 是整数。}$$

用图解法容易求得问题的解为

$$h_1 \approx 1 \times 10^9 \text{ 公顷，}$$

$$h_2 \approx 2.6 \times 10^9 \text{ 公顷。}$$

(读者应该验证这个解的正确性，为此图 10.1 可能有用。)按照这个解，大部分土地都按水牛耕作方式种植，其余按现代菲律宾的耕

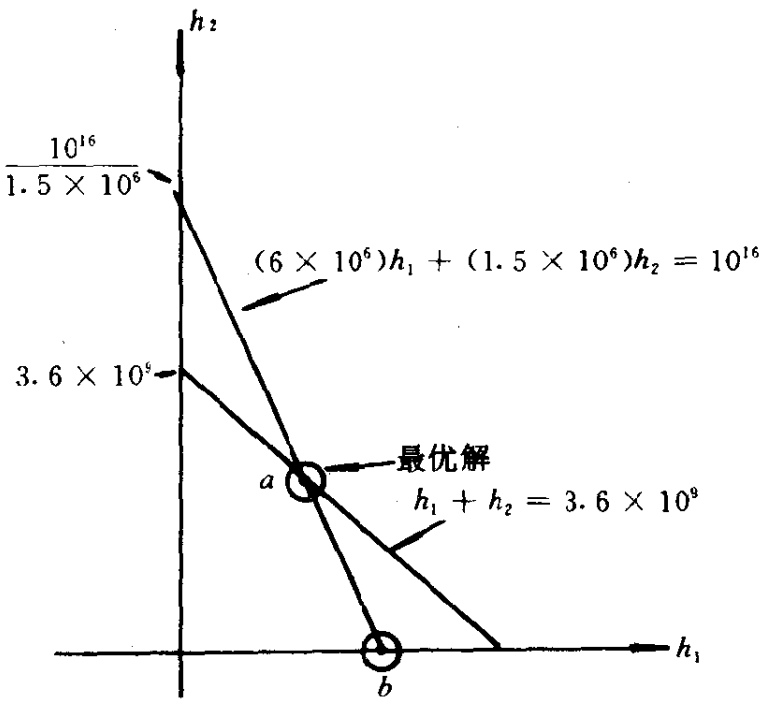


图 10.1　可行域由从 a 到 b 的线段组成

作方式种植。

有趣的是，如果我们把问题表述为投入最小化问题(第 3 节的问题(4a))，那么得到的解是相同的。这里，我们要求(17)成立，但(20)修改为

$$(6\times10^6)h_1+(1.5\times10^6)h_2\geqslant 10^{16}. \qquad (21)$$

我们仍然要求(19)中 I 的最小值。用图解法读者容易看出为什么这个问题的解与前面相同。

到现在为止，读者应该至少在原则上明白怎样解决一个更为现实的类似问题。对每公顷土地而言，每种作物及其种植方式都有相应的能量投入与产量，其中一种可能性是根本不用这一公顷土地。但为简单计，我们假定每公顷土地都不能用于种植一种以上的作物，也不能用一种以上的方式来种植。这就是说，不能把一公顷土地再分裂开来。如何花最小的能量来满足粮食需求量这一问题可以化简为一个大型的线性规划问题。实际问题要比这个数学问

题更为困难，因为大千世界的问题从来不是为了与线性规划问题的解相吻合才出现的。

4.3 其它策略

迄今为止所研究的 GOE 问题都基于这样一个假设，即可供选择的过程集合是固定不变的。我们可以设想对过程集合加以修正，从而得到能量效率更高的解。Hayes 的[11]、Heichel 的[12]、Hirst 的[13]、Pimentel 等人的[29]、Pimentel 等人的[30]和 Pimentel 等人的[31]都谈到以较为节能的农业过程取代现存农业过程的一些可能的策略，换言之，这些过程利用较少的能量，但所得产量却跟以前差不多。部份策略如下：

(1)增加人力的利用。

(2)更多地利用马和骡。

(3)用家畜类便作肥料。

(4)交替种植诸如甜三叶草("绿肥")之类的豆科植物和玉米之类的作物，以取代某些化肥。

(5)改变饮食习惯，多吃能效较高的食物。

(6)用作物陈渣和动物粪便作燃料。

(7)对于那些对产量有重大影响的生产环节，施以额外的肥料和其它高能物资。

在下面几个小节里，我们将讨论策略(5)和(7)．其它策略都牵涉到对整个食物系统中能量利用的研究。例如，Hirst[13]估计，在美国的食物系统中，农业所用能量只占 18%．表 13 列出了该系统中能量的其它用途所占的百分比。批发和零售所用的能量与农业相差无几，而食物加工所用的能量要多得多，食物的储存与预备所用与食物加工差不多。举个例子来说，只要使零售商店对能量更加关注，同时降低我们对诸如电视晚餐上介绍的那类精加工食物的依赖性，并利用隔热性能更好的电冰箱，就可节省大量的能量。

表 13　美国食物系统中的能量利用*

项目	在总用途中所占的百分比
食物加工	33
家庭储存和预备	30
农业	18
批发与另售	16
运输	3

* 资料来源：Hirst 的[13].

4.3.1　饮食的改变

动物或植物所获得的能量与所消耗的能量之比至少是 1，从这个意义上说，它们是能量有效的。假如在某段时间里情况不是这样，动物就无法 生存下去。因此，我们可以把动物、植物甚至是整个生态系统看成是能量的“生产者”。它们吸收一定的能量（如果是植物，吸收的是辐射能；如果是动物，吸收的是化学能），并把一部分能量传给吃掉它们的动力。作为生产者，动物、植物或生态系统的效率可以看成是这样一个比值：

$$L=\frac{\text{被吃掉时所产生的能量}}{\text{吃食时（或从太阳处*）获得的能量}} \tag{22}$$

这种效率有时称为Lindeman 效率，原因是 Lindeman 在这方面作了开创性的工作，他曾试图对各种各样的生态系统测量这一效率。当然，Lindeman 效率是小于 1 的，因为吃食时所获得的能量中有些要用于吃食、呼吸、保卫或巡视地盘等活动，有些还浪费了，在低级动物或植物通过吃食所获得的能量中，只有一部分传给了吃掉该低级动物或植物的高级动物。实验表明，平均只有 10% 的能量能传下来。所以 Lindeman 效率 L 大约为 0.1.（其精确值可小到 0.05 左右，大到 0.2 左右或更多。）举个例子来说，我们用 Lamont

* 如果是植物。

Cole(Hayes 的[11])描述过的一个典型的食物链，其中 L 估计为10%左右。在生长于某湖泊的水藻的 1000 千卡热量中，小水生动物大约获得 100 千卡。吃掉这些动物的胡瓜鱼大约获得 10 千卡。如果有人吃掉胡瓜鱼，那么他大约得到 1 千卡。假如他等鳟鱼来吃胡瓜鱼之后再来吃鳟鱼，那么他大约得到 0.1 千卡热量。沿食物链向上传送食物能的效率就是这么低下，这也是为什么自然界里大多数食物链从由太阳那里获得能量的植物开始，长度不超过 5。(关于这一点，如要了解更详细的论述，可参看 Phillipson 的[28]，10 页，Odum 的[27]，40 页或 Wilson 和 Bossert 的[44]，150—151 页，他们都认为动物之所以不以虎为食，并不是因为老虎可怕，而是因为老虎产生很少的热量，以致于根本不值得一尝。)

人位于食物链的末端。随着年月的流逝，这些食物链一直在延伸。诚然，正如 Hayes[11]指出的，美国人均牛肉食量在近几十年里翻了一番，而牛在食物链中又处于较高的位置。因此，人获得食物能的效率降低了。假如人能在改变其吃食习惯，从食物链的较低处取得热量，那么获得能量的效率就会有效得多。例如，表 14 给出了通过消耗某种食物而得到的能量在到达某地域的太阳能中所占的百分数 l，这里，所论地域专门用于生产上面这种食物(或许先生产一种该食物要吃的食物，如此等等)。数 l 可看作 100 与吸收初始太阳能的作物的 Lindeman 效率的乘积。在加里福尼亚，每年到达地面的太阳能大约为每公顷 11×10^9 千卡(见 Kleiber 的[16]，341 页)。就世界上的许多地方来看，这个数字是相当大的，但我们还是要用它来作一些简单的计算，这也表明我们不考虑有些土地并非全年用于种植这样一种情况。Pimentel 等人[29]估计，在玉米的生长季节里，平均每英亩土地大约接收到 2×10^9 千卡热量，即平均每公顷接收到 5×10^9 千卡。这个数估计得较为悲观，不到前一个估计值的一半。

我们已经假定(表 12)每人每年需要 10^6 千卡的食物能。如果

种植土豆，那么由表 14 可知，在一年内到达某公顷土地的太阳能中，我们可获得 0.10%的能量，即大约等于

$$10^{-3} \times 11 \times 10^{9} = 11 \times 10^{6} \text{ 千卡 / 年。}$$

表 14　不同食物传递太阳能的效率*

食物	可从食物中获得的能量占太阳能的百分数 (l)	每年每公顷土地所能供养的人数，这里假定辐射能为 11×10^{9} 千卡
土豆	0.1	11
谷类	0.05	5.5
洋李	0.04	4.4
牛奶	0.04	4.4
猪肉	0.015	1.65
蛋	0.002	0.22
水藻	50.0	5500

* 资料来源：l 的数值来自 Kleiber 的[16]，341 页。这里的数值都是根据 1961 年之前的农业生产方式得来的，而且不考虑用于生产食物的耕作能。

所以，从 1 公顷土地上获得的能量足以供养 11 个人。根据表 12，世界上大约有 3.6×10^{9} 公顷耕地。因此，只要让每个人以土豆为食，同时假定所有可用土地都具有相同的 l，而且还象通常一样地假定粮食可以平均分摊，那么，我们可供养的世界人口为

$$11 \times 3.6 \times 10^{9} \approx 400 \text{ 亿人。}$$

如果用耕地面积和可获太阳能的悲观估计，我们就会得到一个不太乐观的人口估计：

太阳能：5×10^{9} 千卡。

从土豆中得到的能量：每公顷 5×10^{6} 千卡。

1 公顷土地供养人数：5.

耕地面积：1.6×10^{9} 公顷。

人口：$5\times1.6\times10^9=8\times10^9=80$ 亿。

相比之下，如果以鸡蛋为食，则在一年内到达某公顷土地的太阳能中，我们只得到其中的 0.002%，用太阳能的乐观估计值，这相当于

$$2\times10^{-5}\times10\times10^9=22\times10^4 \text{ 千卡。}$$

所以每公顷土地只能供养

$$\frac{22\times10^4}{10^6}=22\times10^{-2}=0.22 \text{ 人。}$$

供养一人差不多需要 5 公顷土地。可见，在 1 公顷土地上，利用土豆所能供养的人数是利用鸡蛋的 50 倍。如果利用鸡蛋，那么，即使在最乐观的假设之下，我们所能维持的人口也只有

$$0.22\times3.6\times10^9\approx8 \text{ 亿，}$$

这远远小于目前的世界人口。显然，由于可用土地和能量的一些限制及因此引起的产量限制，我们得修正过去的饮食习惯，使之变得更有能效。（另一种办法是控制人口增长）。从这些论述里读者也应该明白为什么世界上的大多数人以食谷物为主。

Miller（[24]，292 页）曾作了类似的讨论，他指出，随着世界人口的增长，可食的肉量必然减少。他还认为，我们甚至可能得对准食物链的底部，去吃“水藻的食物”。

不幸的是，正如 Miller 所指出的那样，仅以水藻为食或仅以大米或土豆为食都不能避免饥饿。大多数饥饿的原因不是缺乏热量，而是缺乏蛋白质，从而引起营养不良和疾病。一般说来，含热量最多的作物所含蛋白质往往最少。另外，任何一种作物都不会包含健康身体所需的所有蛋白质。所以，我们不仅要达到最小数量的热量，而且还要保证每个人都具有最小数量的牛奶、鸡蛋、猪肉之类的高蛋白食物。（有些食物学家觉得，把各种谷物混在一起就会产生大量的蛋白质（见 Pimentel 等人的[31]，15 页的 Brown 的[2]）。）

为便于讨论，假定我们可用的食物都局限于表 14 中除海藻之外的那些。再假定每人每年至少要有 a_i 公斤的第 i 种食物才能保证其食谱中含有足够数量的蛋白质，这相当于每年要有 b_i 千卡的第 i 种食物。现将 b_i 作为对第 i 种食物的最小需求量，那么怎么混合各种食物才能供养最大数量的人口呢？按这种方式又能供养多少人呢？

为回答这个问题，我们假定种植 h_i 公顷的第 i 种食物($i=1,2,\cdots,6$)，供养的人数为 p. 第 i 种食物每公顷每年产生的热量有

$$\alpha_i = l_i \times 10^{-2} \times 11 \times 10^9 = 11 l_i \times 10^7 \text{ 千卡} \quad (23)$$

其中 l_i 是表 14 第二列所示效率的百分数，11×10^9 是每年到达一公顷土地上的太阳能。因此我们有如下(作为 GOE 问题之变种的)限制：

$$\sum_{i=1}^{6} \alpha_i h_i = p \times 10^6 \quad (24)$$

$$\alpha_i h_i \geqslant b_i p, \qquad i = 1,2,\cdots,6 \quad (25)$$

$$\sum_{i=1}^{6} h_i \leqslant 3.6 \times 10^9 \quad (26)$$

约束条件(24)说的是，按照每人每年 10^6 千卡的需求量，总共可供养 p 个人。约束(25)说的是第 i 种食物已多到足以使每人都至少有 b_i 千卡的该种食物。约束(26)说的是所用土地总数至多是世界上的耕地总数。我们要解决的是如何在约束(24)—(26)下求 p 的最大值。这是一个线性规划问题，它有七个变量，即 $h_1,h_2,\cdots,h_6$ 和 p. 不难将它化成一个较为容易的问题，方法如下。用尽可能少的土地生产低效率食物，这样只会增加总热量。因此，在最优解里除了土豆之外，其它所有食物都只利用最小数量的土地。所以对于 $i=2,3,\cdots,6$，我们可令 $\alpha_i h_i = b_i p$，从而有

$$h_i = \frac{b_i}{\alpha_i} p, \quad i = 2,3,\cdots 6. \quad (27)$$

代入(24)和(26)得到

$$a_i h_i + \sum_{i=2}^{6} b_i p = p \times 10^6 \tag{28}$$

$$h + \sum_{i=2}^{6} \frac{b_i}{a_i} p \leqslant 3.6 \times 10^9. \tag{29}$$

解方程(28)得

$$h_1 = \frac{P\left(10^6 - \sum_{i=2}^{6} b_i\right)}{a_i} \tag{30}$$

将 h_1 的这个值代入不等式(29)得到如下的不等式

$$\frac{P\left(10^6 - \sum_{i=2}^{6} b_i\right)}{a_i} + P\sum_{i=2}^{6} \frac{b_i}{a_i} \leqslant 3.6 \times 10^9$$

或

$$P \leqslant \frac{3.6 \times 10^9}{\dfrac{10^6 - \sum_{i=2}^{6} b_i}{a_i} + \sum_{i=2}^{6} \dfrac{b_i}{a_i}} \tag{31}$$

只要可行解存在，(31)右边的数值就是 p 的最大值。利用等式(30)和(27)，我们可由 p 的这个值求得 $h_1, h_2, \cdots, h_6$ 的值。

举个例子，假定在人所获得的热量中至少有 10% 来自牛奶，其余允许全部来自土豆。* 这时，可供养的世界人口的最大值可这样来确定。首先，$b_4 = 0.1 \times 10^6 = 10^5$，因为 10^6 是每个人的总热量需求。对于其它的 i，$b_i = 0$. 其次，根据(23)和表(14)，$a_i = 1.1 \times 10^7$，$a_4 = 0.44 \times 10^7 = 4.4 \times 10^6$. 所以，用(31)右边的数作为 p 的最大值，我们就得到

* 用 10% 这个数是合理的，因为据估计，人对蛋白质的日常需求量大约为 10 克，这相当于在日常所需的 2800 到 3000 千卡热量中，有 300 到 400 千卡源自蛋白蛋。如果蛋白质中来自动物的那部分不到一半，那么这一需求量要高一些。(见 Brown 的[2]，109，111 页和联合国粮农组织的[40])

$$P = \frac{3.6 \times 10^9}{\frac{10^6 - 10^5}{1.1 \times 10^7} + \frac{10^5}{4.4 \times 10^6}} \tag{32}$$

这个数小于上面我们在每人都吃土豆这一假设之下计算出来能够供养的4000亿人，但远远大于目前的世界人口总数，甚至还远远大于所预测的2000年人口总数。如果我们用表12中有关耕地面积和太阳能数量的悲观估值，那么人口的最大估计值大约是这个数的四分之一。(读者应该验证这一点。)若用解(32)，则由(27)，用于生产牛奶的土地公顷数为

$$\begin{aligned} h_4 &= \frac{b_4}{a_4} P \\ &= \frac{10^5}{4.4 \times 10^6} \times 34.4 \times 10^9 \\ &\approx 7.8 \times 10^8. \end{aligned}$$

用于种植土豆的土地公顷数变小了，只有(据(30))

$$\begin{aligned} h_1 &= \frac{(3.44 \times 10^9)(10^6 - 10^5)}{1.1 \times 10^9} \\ &= 2.81 \times 10^9. \end{aligned}$$

(由于计算中的舍入误差，数 h_1 和 h_4 加起来并不刚好等于 3.6×10^9.)

4.3.2 定量化肥的合理使用

给定一定数量的氮肥，最好应该把它施用到哪里才能产生最多的粮食呢?为回答这个问题，我们需要建立一个把生产过程的各种产出和各种投入互相联系起来的模型。Munson 和 Doll[25]研究了投入不同数量的化肥时粮食产量的变化情况。他们固定玉米生产中其它物资的投入量，再增加化肥的投入，实验结果如图10.2的虚线所示。我们看到，如果其它各种投入不变，玉米的产量就随着所施用氮肥的增加而增加，一直到每公顷每年施用246千克为止。之后，产量随所施氮肥的增加而下降。(1970年美国氮肥的平

均投入量(表 8)为 125 千克)更有趣的是,产量的千卡数与投入氮肥的千卡数之比从每公顷每年投入约 135 千克(即略高于 1970 年的水平)的那个地方开始下降,这一点可从图 10.2 中的实线看出。在过去没有用过氮肥的 1 公顷土地上施用 45 千克氮肥使产量从 2132 千克/公倾增加到 3638 千克/公顷,但在已经施用了 179 千克氮肥的一块土地上再每年追加 45 千克仅使产量出现微小的增加,即由 6147 千克/公顷/年增加到 6335 千克/公顷/年。所以,在施用化肥较少的土地上增加施用化肥对产量所产生的影响远远大于在已经相当肥沃或过份肥沃的土地上继续增加施用化肥。* 不难建立这样一个数学模型,它有助于"世界农业机构"决定在哪里施用有限的氮肥,以便使产量达到最大。我们认为这是一项很好的研究工作。对于其它投入物质也可作同样的分析。但是,在这些论述里,我们忽视了某些危险因素。对于除虫剂之类的投入物资,每单位投入的产出可能依赖于该投入物资在过去被施用的数量。例如,一旦开始实施一项除虫计划,那么为稳定产量,必须投入越来越多的除虫剂。

4.4 食物和能量问题展望

即使在食物生产用了相当多能量的美国,用于生产食物的能量在全国所用的总能量中仍只占一个很小的百分比。许多作者(Hayes 的[11],Heichel 的[12]、Hirst 的[13]、Pimentel 等人的[31])把这个数估计为 3—5%. 如果把粮食系统的各个方面都包括进来,比如运输、加工、零售、家庭储藏和预备等(见表 13),那么这个数或许是 12%. 所以,用于其它方面的能量只要稍微节省一点,相对来说就有较丰富的能量用于食物生产。因此,在美国按照

* 正如 Commoner 在[5]第 5 章,149—151 页所指出的那样,多用化肥之所以不能相应地多出产量,是因为植物的生产能力有一定的限制。植物无法把所有施用的化肥都吸收进来,所以肥料的流失可能会导致供水、河流和湖泊的严重污染。

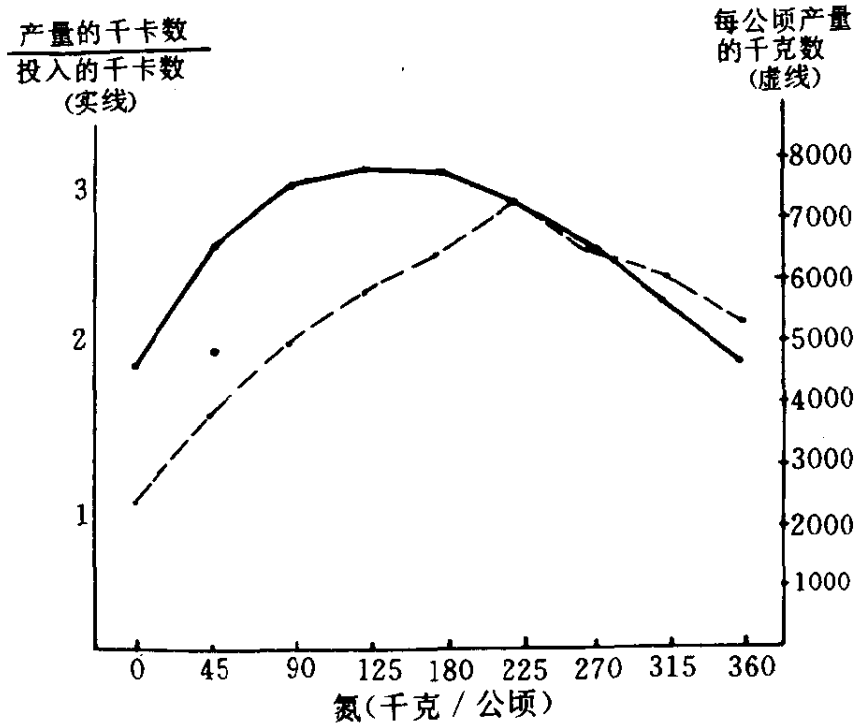


图 10.2　氮肥投入变化时的玉米产量资料来源:Munson 和 Doll 的[25],在 Pimentel 等人的[30]中,亦对此图作了复制。

目前规划的可用能量的总数,食物生产并不会因为能量的不足而遭受损失,只是能量的价格会因此而提高,进而导致食物价格的大幅度上涨。另一方面,我们可能会问,按照美国农业的生产方式来供养世界上的几十亿人口需要多少能量。这是一个有趣的问题。根据 Hayes 的论文[11],一年里单单农业所需要的能量在当今世界一年里所用的所有能量中差不多占 80%. Pimentel 等人([31],5 页)提出了类似的观点。我们将在习题 27 考虑有关的论点。总之,要使整个世界都象美国那样利用食物能显然是做不到的。由于耕作能和耕地较为稀少,人口又在增加,所以我们必须另想它法。

练　习

读者须知： 这些练习中的大多数都有几个不同的答案，最终结果依所作假设而定。请事前明确写出您的假设。我们建议大家对每个问题都作出两组假设，即表 12 中的乐观假设和悲观假设。

21. 我们回过头来讨论如何混合使用现代菲律宾农业生产大米的办法和水牛农业生产大米的办法来供养世界人口。

(a)如要供养 50 亿人口，试确定如何配置这两种方法，并求解 *GOE* 问题。

(b)对 300 亿人口作同样的练习。

(c)对投入最小化问题重复练习(a).

(d)对投入最小化问题重复练习(b).

22. (a)对于有 100 亿人口的世界求解 *GOE* 问题。这里或者以只用人力的墨西哥方式种植玉米，或者以用公牛的墨西哥方式种植玉米。

(b)求解这种情况下的投入最小化问题。

24. 只用洋李可供养多少人口？(用表 14 的数据。)

25. 如以谷物和猪肉为食，并且至少有 15%的热量来自猪肉，那么按此法最多可供养多少人口？每一种食物又用多少土地？

26. 根据 Pimentel 等人的论文[29]，每年每公顷玉米地吸收 5×10^9 千卡的太阳辐射能。试利用表 8 和表 9 中 1945 年和 1970 年的产量，计算玉米地在这两年的 Lindeman 效率，并与俗 物的 Lindeman 效率作比较，其中 Lindeman 效率等于表 14 中的 I 除以 100. 最后将投入的太阳能与投入的"耕作能"作比较。

27. (Pimentel 等人的[29])1970 年，美国种植作物的土地估计有 3 亿 3 千万英亩(美国农业部的[41]和[42])，其中大约有 20%的产量是出口的。

(a)由于出口的需要，我们将种植英亩数降低 20%，并假定美国人口为 2 亿，试计算人均种植的公顷数(1 公顷≈2.5 英亩)。

(b)如要在一年时间里供养美国人口，试用表 8 计算每人所用能量的千卡数。

(c)假定世界人口为 40 亿，试计算在一年时间里利用美国农业的生产方式来供养这么多人口所需能量的千卡数。

(d)利用一加仑汽油等于 36225 千卡热量这一转换关系(Handbook of Chemistry and Pnysics, Chemical Rubber Company, Cleveland, OH. Table D—230)，计算在一年时间里用美国农业的生产方式来供养世界人口所需的汽油加仑数。

(e)为作比较，目前所知的世界石油存贮量估计有 5460 桶(每桶 35 加仑)。如

果每人都用美国农业的生产方式来供养，那么世界石油供应能维持多少年？

28. 如果世上所有耕地都按美国农业的生产方式用以种植玉米，请用练习 27(a)的答案计算可供养的人数。

29. 假定玉米的 Lindeman 效率(百分比)与表 14 中的谷类相同，试将练习 28 的答案与这种情况下可供养的人数作比较。

30. 如果我们把食物的种类局限于表 14(除海藻之外)中的那一些，但要求每人至少有 10% 的热量来自牛奶，至少有 5% 的热量来自鸡蛋。试计算可供养的最大人口数。

31. 在 4.2 节的最后，我们考虑一个与 *GOE* 问题等价的问题和一个与之相联的投入最小化问题：

$$\min ah_1 + bh_2 \qquad \min ah_1 + bh_2$$

$$\text{约束条件：}\begin{matrix} h_1 + h_2 \leqslant \alpha \\ ch_1 + dh_2 = M \end{matrix} \qquad \text{约束条件：}\begin{matrix} h_1 + h_2 \leqslant \alpha \\ ch_1 + dh_2 \geqslant M. \end{matrix}$$

如果 $b < a$，这两个问题都与在这些约束条件之下求 h_2 的最大值等价。假定两组问题都有可行解。

(a) 用图解法证明，如果 $M/d > \alpha$，则这些问题有相同的最优解。

(b) 如果 $M/d \leqslant \alpha$，其最优解是否相同？

32. 如果食物不能在世界人口中平均分摊，试建立一种理论，以回答我们一直在讨论的各种问题。

33. 如果假定每年耕地面积按照某固定的速度减少，那么在将来的岁月里，我们的计算结果将会如何变化。

34. 对于人口增长速度、耕地减少速度、或许还有“生产率”增加速度都引入一些假设，再计算经过多少年之后，人口增长速度会超过粮食递增速度。

35. 如对每年可用的耕作能加以限制，试作同样的练习。

36. 用一般的经济术语，我们考虑的 GOE 问题可看成是在一种或多种稀有资源并存的情况下如何选择生产活动的问题。假定我们考虑的稀有资源不仅有土地，而且还有其它资源，比如劳动力、机器、交通工具等等，试系统地阐述这种问题。(注：随着稀有资源的增多，问题也变得越来越复杂，经济学家们已建立了各种各样的理论来处理稀有资源的综合权衡，这就推广了我们这里所讨论的方法。这个一般性问题的有趣论述可在 Koopmans 的[17]中找到，其思想在 Huson 和 Jorgenson[14]建立的模型中得到应用。作者感谢 William F. Hogen 向本人提供这种拓广和这些参考资料。)

参 考 文 献

[1] G. Borgstrom, *Harvesting the Earth*. New York: Abelard—Schuman, 1973.

[2] H. Brown, *The Challenge of Man's Future*, New York: Viking, 1958.

[3] C. W. Bullard, P. S. Penner, and D. A. Pilati, "Net energy analysis: Handbook for combining process and input—output analysis," *Resources and Energy*, vol. 1, p. 267, 1978.

[4] P. A. Colinvaux, *Introduction to Ecology*. New York: Wiley, 1973.

[5] B. Commoner, *The Closing Circle*. New York: Knopf, 1971.

[6] ——, *The Poverty of Power (Energy and the Economic Crisis)*. New York: Knopf, 1976.

[7] T. J. Connolly, and J. R. Spraul, Eds., *Report of the NSF — Stanford Worrkshop onNet Energy Analysis*, conducted *by the Institute for Energy Studies of Stanford University and TRW Systems Group for the National Science Foundation. Stanford, CA*, 1975.

[8] J. M. Emlen, "The role of time and energy in food preference," *Amer. Natur.*, vol. 100, pp. 611—617, 1966.

[9] R. S. Garfinkel, and G. L. Nemhauser, *Integer Programming*. New York: Wiley, 1972.

[10] F. R. Hainsworth, and L. L. Wolf, "Power for hovering flight in relation to booby size in hummingbirds," *Amer. Natur.*, vol, 106, pp, 589—596, 1972.

[11] D. Hayes, "Energy and food," *Sierra Club Bull.*, vol, 61, pp. 29—31, 1976. (Reprinted from "Energy: The case for conservation," by D. Hayes, Worldwatch Paper 4, Worldwatch Institute, Jan. 1976.)

[12] G. H. Heichel, "Energy needs and food yields," *Tech. Rev.*, pp. 19—25, July—Aug. 1974.

[13] E. Hirst, "Energy for food: From farm to home," *Tech. ASAE*, vol. 17, pp. 323—326, 1974.

[14] E. A. Hudson, and D. W. Jorgenson, "U. S. energy policy and economic growth, 1975—2000," *Bell J. of Economics and Management Science*, vol. 5, pp. 461—514, 1974.

[15] H. Jiler, *Commodity Yearbook*. New York: Commodity Research Bureau, Inc., 1972, pp. 252—253.

[16] M. Klieiber, *The Fire of Life(An Introduction to Animal Energeics)*. New York: Wiley, 1961.

[17] T. C. Koopmans. Ed. , *Statistical Inference in Dynamic Economic Models*. New York: Wiley, Cowles Commission. Monograph 10, 1960.

[18] G. Leach, "Net energy analysis — Is it any use?" *Energy Policy*, Vol. 3, p. 332, 1975(special issue of the journal devoted to energy analysis).

[19] A. L. Lehninger, *Bioenergetics*. Menlo Park, CA: W. A. Benjamin, 1973.

[20] O. Lewis, *Life in a Mexican ∀ illage: Tepoxtlan Revisited*. Urbana, IL: Univ. of Illinois Press, 1951.

[21] R. L. Lindeman, "The trophic dynamic aspects of ecology," *Ecology*, vol. 23, pp, 399—418, 1942.

[22] M. J. Magazine, G. L. Nemhauser, and L. E. Trotter, "When the greedy solution solves a class of knapsack problems," *Operations Research*, vol. 23, pp. 207—217, 1975.

[23] D. H. Meadows, D. L. Meadows, J. Randers, and W. W. Behrens. III. *The Limits to Growth*. New York: Universe, 1972.

[24] G. T. Miller, *Energetics, Kinetics, and Life: An Ecological Approach*. Belmont, CA: Wadsworth, 1971.

[25] R. D. Munson, and J. P. Doll, "The economics of fertilizer use in crop production," in A. G. Norman, Ed. , *Adv. in Agr. XI*, 1959, pp. 133—169.

[26] National Academy of Sciences. *Rapid Population Growth*, vols, I, II. Baltimore, MD: Johns Hopkins Press, 1971.

[27] E. P. Odum, *Ecology*, New York: Holt, Rinehart, and Winston, 1966.

[28] J. Phillipson, *Ecological Energetics*. New York: St, Martin's, 1966.

[29] D. Pimentel, L. E. Hurd, A. C. Bellotti, M. J. Forster, I. N. Oka, O. D. Sholes, and R. J. Whitman, "Food production and the energy crisis," *Science* , vol, 182, pp. 443—449, 1973.

[30] D. Pimentel, W. R. Lynn, W. K. MacReynolds, M. T. Hewes, and S. Rush, " Workshop on research methodologies for studies of energy, food, man and environment, Phase I," Tech. Rep. , Comell Univ. Center for Envionmental Quality Management, Ithaca, NY, June 1974.

[31] D. Pimentel, W. R. Lynn, W. K. MacReynolds, and M. Dattner, "Workshop on research methodologies for studies of energy, food, man and environment,

Phase II," Tech. Rep., Cornell Univ. Center for Environmental Quality Management, Ithaca, NY, Nov, 1974.

[32] President's Science Advisory Panel on the World Food Supply *The World Food Problem*, vol. II. U. S. Government Printing Office, 1967.

[33] R. A. Rapoport," The flow of energy in an agricultural society," *Scientific American*, pp. 117—132, Sept, 1971.

[34] K. Peid, *Nature's Network*. London: Aldus, 1969.

[35] R. E. Ricklefs, *Ecology*. Newton, MA: Chiron. 1973.

[36] F. S. Roberts and H. Marcus—Roberts," Efficiency of energy use in obtaining food, II: Animals," this volume, chapter 11.

[37] F. S. Roberts, Ed., *Energy Modeling and Net Energy Analysis*. Chicago: Institute of Gas Technology, 1979.

[38] T. W. Schoener," Models of optimal size for solitary predators," *Amer. Natur.* vol. 103, pp. 277—313, 1969.

[39] V. Smil, P. Nachman, and T. V. Long, *Energy Analysis and Agriculture*. Boulder, CO: Westview, 1982.

[40] U. N. Food and Agriculture *Organization*, *Provisional Indicative Wold Plan for Agricultural Development*. Rome: U. N. Food and Agriculture Organization. 1970.

[41] U. S. Deparment of Agriculture. *Agr. Econ. Rep.* 147, 1968.

[42] U. S. Department of Agriculture. *Stat. Bull*, 233, 1972.

[43] J. P. *Wesley*, *Ecophysics: The Application of Physics to Ecology*, *Springfield*, IL: Charles C. Thomas, 1974.

[44] E. O. Wilson and W. H. Bossert, *Aprimer of Population Biology*. Stamford, CT: Sinauer Associates, 1971.

教 师 参 考

预备知识 为理解本章的内容，具备离散数学课程里线性规划的背景知识就足够了。

时间 讲授若干次课。

注 本章是讨论能量用于获取食物之效率的两章内容中的第一章。第二章(本卷第 11 章)研究动物的行为。除了第二章的某些

地方依赖于本章第二节和第三节的一些内容之外，这两章基本上是相互独立的。

这一章可在离散数学、线性规划或者运筹学入门课中讲授。下一章(第 11 章)的部分内容，尤其是纯追击者模型和有关比速增长率的讨论，或许适合于在微积分课程中讲授。这两章放在一起，或者单单其中的一章，适合于在具有一定预备知识的建模课程中讲授。特别是在第 11 章，我们先对照有关行为的信息来检验以前的观点，由此作出预测，并根据预测结果，通过多次重复的办法试图说明数学模型的发展情况。我们让每一章在读者心中都留下“没有了结”的印象。换言之，学生们可以对所提模型加以推广、研究其它可供选择的途径，如此等等。

如果这两章在建模课程中讲授，请注意如下几点：

(1)研究人类能量利用的规范方法或传统方法与研究动物能量利用的描述性方法之间的差别。

(2)纯追击者的确定性模型与纯搜索者的随机模型之间的差别。

(3)用来解决某个问题的大量性质各异的数学方法。

(4)至少在描述性模型这一方面，为检验模型的预言，以及在预言不合格的情况下对其进行修正而作出的不懈努力。

第11章

能量用于获取食物的效率(Ⅱ):动物

Fred S. Roberts,* Helen Marcus—Roberts**

1. 问题的引出

人,至少是现代的人在获取食物的过程中常常以极不有效的方式利用能量。然而,至少从一大批生态学文献可以看出,动物在获取食物的过程中却是能量极为有效的利用者。

为获得食物,原始人类仅依赖于其体力,他们可用的能量只能来自以往吃了的食物,所以一般说来,人在获取食物过程中必须比较有效地利用能量。现代人已把过去用于食物生产的大部分体力代之以机器、化肥、灌溉等等。这大幅度地提高了其获取食物的能力,但同时也为此用了大量的能量:用能量来开动农场机器、生产化肥、施用化肥及灌溉农田等等。在前一章(Robert 的[33]),我们讨论了测量能量效率的一些方法,还描述了人在食物生产过程中的能量利用效率。

一些生态学家提出,动物在能量的利用方面是非常有效的。它

* Department of Mathematics, Rutgers University, New Brunswick. NJ 08903.
** Department of Mathematics and Computer Science. Montclair State College. Upper Montclair. NJ 07043.

们进化的目的就是为了有效地利用能量来搜索食物(Hainsworth 和 Wolf 的[12]);其大小尺寸按照使获取能量的效率达到最优来进化(Schoener 的[36]);吃食偏好的进化也是为了使其单位时间里摄入的能量最多(Emlen 的[10])。* 在这一章,我们对有效利用能量的动物建立一系列数学模型。这些模型都是描述性的,而不是传统的,因为它们描述的是这种动物的行为和性状会怎么样,而不是应该怎么样才能有效地利用能量。我们将会看到,有些捕食动物可很自然地用确定性模型来描述。在这种模型里,我们根据食物的一定分布来预测动物的精确行为;而对其它捕食动物则用随机模型来描述更为自然,这种模型在动物的行为中引进不确定因素或概率因素。这里提供的模型都是用作预测的,预测结果再作某种形式的核实,比如通过实际数据的比较或通过"思维实验"来进行,我们很快就抛弃其中的许多模型,未被抛弃的模型也是暂时的,将受到进一步的检验。读者容易对建模过程中所用的许多假设加以修正。我们鼓励读者对此作些尝试,再对有效利用能量的动物建立其它模型。

读者在继续往下阅读之前应该参考一下 Roberts[33]的第 2 节,以获得理解下面内容所需的有关生物学和物理学背景知识。当然,凡是要认真地把数学应用到其它学科的读者,他们在这些学科应有更加扎实的基础,而不仅仅靠阅读几页背景材料。不过,要开始阅读下面的内容,这些背景知识应该是足够的。

读者可能也希望参考 Roberts 的[33]3.1 节有交效率的讨论,因为我们论及的大部分内容都以能量效率的定义方法为基础。但是,这部分内容不必过早地阅读,这里将重复其中的大部分。除了这些内容之外,阅读本章不再需要 Roberts 的[33]其它部分的知识了。

---

* 这些模型都不考虑对蛋白质、维生素等食物的需求。

下一节我们将推导生物学的一个基本定律——比速增长律。这一定律在以后的建模过程中将多次用到。第 3 节讨论如何定义有效利用能量的行为。之后，对两类有效利用能量的捕食动物，即第 4 节的纯追击者和第 5 节的纯搜索者建立模型。

2. 比速增长律

2.1 相对生长速度*

假定 x 是某生物变量，比如体重、体长、代谢率等等。x 的生长速度或绝对生长速度是 x 关于时间 t 的导数 $\mathrm{d}x/\mathrm{d}t$. 有时我们把 $\mathrm{d}x/\mathrm{d}t$ 与 x 的比，即

$$\frac{1}{x}\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}$$

叫作相对生长速度或比生长速度，这样会带来方便。例如，假定某动物按每 24 小时 48 克，即每小时 2 克的常速增长。这样的速度是大还是小呢？答案跟动物的当前重量有关。如果动物的当前重量为 24 克，那么这是很快的生长速度。如果当前重量是 100 千克(10,000 克)，那么这就是很慢的生长速度。因此，相对生产速度比绝对生长速度包含更多的信息。对于上面的第一种情况，相对生长速度等于

$$\frac{2\text{ 克}/\text{小时}}{24\text{ 克}} = \frac{1}{12}\text{ 小时}^{-1},$$

而对于第二种情况，相对生长速度是

$$\frac{2\text{ 克}/\text{小时}}{10000\text{ 克}} = \frac{1}{5000}\text{ 小时}^{-1}。$$

---

* 这一节取材于 Batschelet 的[3]，285，305—307 页。

100 千克的动物如以$\frac{1}{12}$小时$^{-1}$的速度增长，那么它每小时增加 8 千克。

比速增长学所作的是比较研究不同生物量的生长速度，如人的头和手的生长速度。假定$x(t)$是某生物量在时刻t的大小，$y(t)$是第二个生物量的大小。比较x和y的相对生长速度而不是绝对生长速度往往很方便。大量的生物学数据表明相对生长速度互成比例，即

$$\frac{1}{y}\frac{dy}{dt}=c\frac{1}{x}\frac{dx}{dt}, \tag{1}$$

其中c是比例常数。微分方程(1)称为比速增长律。

为求解这个微分方程，我们注意到，由链锁法则有

$$\frac{dy}{dt}\Big/\frac{dx}{dt}=\frac{dy}{dx}.$$

所以

$$\frac{dy}{dx}=c\frac{y}{x}$$

这个方程可用分离变量法求解，得出

$$\ln y=c\ln x+k. \tag{2}$$

其中k是常数。方程(2)可化为

$$y=e^{c\ln x+k}=e^{k}x^{c},$$

或

$$y=kx^{c} \tag{3}$$

其中$k=e^{k}$. 换言之，y是x的幂函数。等式(2)和(3)有时也称比速增长律。

注意，比速增长律并不是说每个生物量都按时间的幂函数来增长，它说的是一个生物量是另一个生物量的幂函数。

许多作者都研究过比速增长律。参考文献有 Grande 和 Taylor 的[11]、Huxley 的[18]、Rosen 的[34]第 5 章、Simpson 等人的

[38]396 页、Teissier 的[40]、von Bertatanffy 的[44]，311—322 页以及 Wilbur 和 Owen 的[47]。如要了解有关比速增长律有趣的数学讨论，请参看 Smith 的著作[39]，第 1 章。

在捕食动物的模型里，我们要用比速增长律来导出代谢率与体重之间的关系，并用这种关系来估计能量需求。下一小节我们转到这一关系上来。

2.2 代射率与体重*

代谢率(MR)定义为单位时间身体的产热速度，它当然随生物所从事的活动类型的变化而变化。以后除特别声明外，所指的代谢率都是指生物处于休息或停食状态时的代谢率。这种代谢率称为基础代谢率。根据比速增长律，MR 与体重之间的关系可用一幂函数

$$MR = KW^c \tag{4}$$

来表示，其中 k，C 是适当的常数。

从 19 世纪 30 年代开始(Kleiber 的[22]，180 页)，人们就认为 MR 与生物体的表面积成比例，即

$$MR = \alpha S, \tag{5}$$

其中 α 是常数。(这又是比速增长律的一个例子)如果定律(5)为真，那么只要考虑表面积与体重之间的关系，即可确定(4)中的指数 c. 我们常常假定体重与体积 V 约略地成比例。但(参看下面的 4.1.1 节)S 与 V 有什么关系呢？对于具有立方体或球体之类形状的动物，这个问题很容易回答。事实上，对于球体形状的生物体，

$$S = 4\pi r^2 \tag{6}$$

$$V = \frac{4}{3}\pi r^3, \tag{7}$$

---

* 这一小节的大部分内容以 Kleiber 的[22]第 10 章为基础。

其中 r 是半径。由此得

$$S = \beta V^{2/3}, \tag{8}$$

其中 β 是常数。因为 V 与 W 成比例，所以

$$S = \gamma W^{2/3}, \tag{9}$$

其中 γ 是另一个常数。于是从(5)和(9)得到

$$MR = \delta W^{2/3}, \tag{10}$$

这里 δ 是常数。对于立方体形状的生物体，类似的结果也成立。(细节作为练习 6 留给读者。)对于不具有完全正规几何形状的动物，体积和表面积的计算更为复杂。但是，可以证明(8)(从而(9)和(10))在一般情况下也是成立的——至少近似地成立。(证明时我们可用一些小立方体或小球体来逼近生物体。如要了解这种证明的详细情况，请参看 Batschelet 的[3]，70—80 页。)

人们对“定律”(10)的接受延续了许多年，一直到 Kleiber[20]考虑到表面积不能完全确定而开始研究表面积“定律”(10)。例如，对于兔子，是不是把耳朵也算作表面积的一部分呢?对这个问题的不同回答会使表面积出现高达 20%的误差。Kleiber 提议把 MR 与体重直接联系起来，他还测量 MR 和 W 的值以直接检验定律(10)。尽管早期的数据(例如 Voit[43]的数据)看起来证实了定律(10)，但后来的数据却强烈表示指数 2/3 离精确数据还差得很远。那么这些数据究竟怎么样？怎样估计精确的指数呢?

我们回到指数律(3)，两边取对数得

$$\log_{10} y = c\log_{10} x + K_1.$$

这表明 $\log_{10} y$ 关于 $\log_{10} x$ 的图形是斜率为 c 的直线。图 11.1 对许多不同的物种画出了 MR 的对数关于体重对数的点。图 11.2 画出了与这些数据相拟合的直线。这条“最佳的”直线是用最小二乘

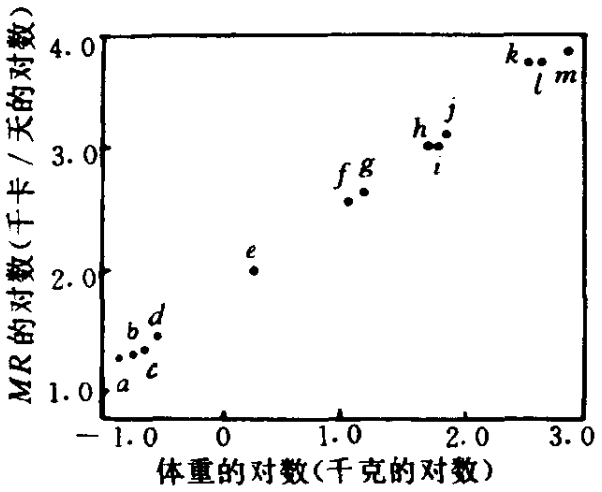


图 11.1　代谢率关于体重的对数—对数图。摘自 Kleiber 的[22],201 页。a=小野鸡;b=母鼠;c=公鼠;d=家鸽;e=母鸡;f=母狗;g=公狗;h=羊;i=女人;j=男人;k=小公牛;l=母牛;m=小公牛。

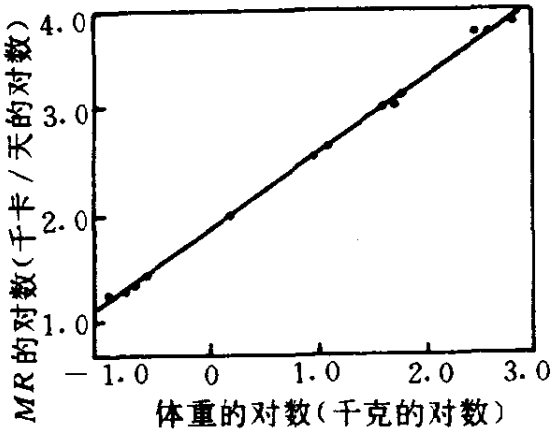


图 11.2　与图 11.1 的对数—对数点集拟合的直线。接自 Kleiber 的[22],201 页。

法得来的。*** 其斜率与 3/4 和 2/3 相比,更接近于前者。(您能看

* 关于这种方法的参考书,可参看 Alder 和 Roessler 的[1]。

** 对同一物种的不同个体画出 MR 的对数关于 W 的对数的点或许更为合适。但用这种方法得出好的结果要更为困难,原因是在不同个体之间,体重及代谢率相差无几。不过,这种结果类似于我们以后要讨论的有关不同物种之间相互比较的结果。参看 *Kleiber* 的[22],207 页

出理由吗?)不管怎样,这些数据都否定了 2/3 定律(等式(10)),因此不是否定表面积定律(等式(5))就是否定定律(8)或者重量与体积成比例的假设。类似的数据可导出介于 0.63 和 1.0 之间的任何指数(Lasiewski 和 Dawson 的[23]、Zeuther 的[48])。Hemmingsen[13],[14]和 Kleiber[22]争辨说,由于证据确凿,我们应该普遍采用 3/4 这个指数。Kleiber 还指出,如果 W 用千克来度量,MR 用千卡/天来度量,那么幂律(4)中的 K 大约是 70.(为什么这是从图 11.2 得到的呢?)所以基础代谢率可表示为

$$\mathrm{MR} = 70W^{3/4}. \tag{11}$$

2.3 与食物需求量的关系

因为 MR 是单位时间里的产热速度,所以在长为 T 的时间间隔里所需的食物能(用于休息)是 MR 乘时间 T,即等于

$$MR \times T$$

(Kleiber 的[21])。这对人或动物的能量有什么要求呢?这个问题的答案与体重有关。对于一个重 81 千克(大约 178 磅)的人,由(11)知道基础代谢率为

$$70 \times (81)^{3/4} = 70 \times 27 = 1890 \text{ 千卡 / 天。}$$

这就是一天($T=1$)里用于基础代谢所需的能量数额。但是,摄取的 1890 千卡食物能并不全部用于新陈代谢。有些在消化之前就(作为粪便)消失了,有些在消化之后消失在尿中,如此等等。我们把食物中的化学能与废物中的化学能之差叫作可代谢食物能。这种可代谢能量就是用于制成体内物质、乳汁或卵(合成代谢)和产热(分解代谢)的能量。

迄今为止所作的讨论都假定人不劳动。当人确要劳动时,劳动所需的能量来源于有机化合物分解代谢时释放的化学能。劳动时,代谢率激剧上升,并在此后的很长一段时间里仍然居高不下。例如,有人测得,劳动之后 15 个小时,代谢率还高出基础代谢水平

25%；紧张劳动之后 48 小时，代谢率高出基础代谢率 10%（Kleiber[22]，308 页）。进食之后代谢率也要增加。所有这些都表明，对于一个适度活跃、体重 81 千克的人来说，其每天的热量需求与 1890 千卡和 3000 千卡相比，更接近于 3000 千卡。这个结果可以看成为所需能量不等于 $MR\times T$，而是与 $MR\times T$ 成比例，也就是等于 $k\times MR\times T$，其中 k 是适当的常数。如果某人从事繁重的体力劳动，则能量需求要上升到 4500 千卡（Brown 的[7]，107 页）。根据联合国粮农组织的报告[42]，在非洲中部、巴基斯坦和印度的大部分地区，平均每人每天摄入的热量低于 2000 千卡。Brown（[7]，112 页）估计，大约世界人口的 50%每天摄入的热量小于 2250 千卡。这么点热量只够维持生命。

练　　习

1. (a)如果 $x(t)=kt^n$，k,n 是常数，求 x 的相对生长速度。
   (b)如果 $x(t)=ae^{bt}$，a,b 是常数，求 x 的相对生长速度。
2. 如果 x 的相对生长速度是常数，求作为时间之函数的 x.
3. 假定 x 和 y 由下面两式给出

$$x(t) = k_1 t^{n_1}$$

$$y(t) = k_2 t^{n_2}$$

   其中 k_1,k_2,n_1,n_2 是常数。求比速增长律(1)中的常数 c.
4. 假定 x 和 y 由下面两式给出

$$x(t) = a_1 e^{b_1 t}$$

$$y(t) = a_2 e^{b_2 t}$$

   其中 a_1,a_2,b_1,b_2 是常数。求比速增长律(1)中的常数 c.
5. 假定 $x(t)$ 由练习 3 给出，$y(t)$ 由练习 4 给出。这时有没有可能存在一个常数 c 使得比速增长律(1)成立？为什么？
6. 对立方体形状的动物推导联接表面积 S 与体积 V 的比速增长律，并用这一关系把代谢率(MR)与体重 W 联接起来。
7. 在 4.1.1 节我们将认为体重与表面积成比例，而不是与体积成比例。如果这句话正确，而且表面积定律(5)成立，那么关于代谢率(MR)和体重(W)的比速

增长律(4)，可由此推出什么结论。

8. 假定表面积定律(5)成立，在对数一对数坐标之下画出 MR 关于 S 的图形。

9. (Smith[39])定律(6)和(7)可重新叙述为表面积与某"线性尺度"(如半径)的平方成比例，体积与这一尺度的立方成比例。

(a)如果线性尺度翻倍，表面积和体积会怎么变化?

(b)假定代谢率与体重的 3/4 幂次成比例，就像 Kleiber 提出的一样。如果体重与体积成比例，则代谢率与线性尺度的某个幂次成比例。问幂次是多少。

(c)进入体内的能流与表面积成比例，从而与线性尺度的平方也成比例。根据(b)的答案，当动物的尺度成比例地增长，也就是当线性尺度增加时，关于代谢率与进入体内的能流之间的关系可得出什么结论? 提示：进入体内的能流能不能小于 MR?(如果体重与表面积成比例，而不是与体积成比例，是不是也有类似的结论?)

10. (Batschelet 的[3]，von Bertalanffy 的[44])

(a)如果 W 是一个细胞的重量，且重量与体积成比例，则表面积与 $W^{2/3}$ 成比例。为什么?

(b)细胞的生长依赖于流经其表面的营养物。所以当细胞迅速生长时，

$$\frac{dW}{dt} = kW^{2/3},$$

其中 k 是某个常数。对 W 求解这个方程。

(c)把表面积 S 表示为 t 的函数。

11. (Kleiber[22])饥饿动物(不给食的动物)体重减小的速度与代谢率成比例，具体地说

$$\frac{dW}{dt} = -MR.$$

假定

$$MR = 70W^{3/4}.$$

求一只 25 千克重的狗停食 t 天后的体重。

12. (Kleiber[22])经验表明，当动物分解代谢(消耗)了一定数量的体内物质时(根据 Chossat 定律，这个数是 50%)，它就会饿死。假定这个 50% 定律正确，则练习 11 中的狗需要多长时间才会饿死?

13. 假定练习 12 的 Chossat 定律以及练习 11 中有关 dW/dt 和 MR 的公式成立，试论在饥饿的情况下，是大动物的生存时间长，还是小动物的生存时间长。

3. 捕食者是能量的有效利用者

3.1 能量效率的定义

与现代人不同，多数捕食动物把它的大部分时间用于猎取食物。它们花费大量的能量去争取获得食物的能量。因此，许多生物学家觉得捕食者必然按照如何有效地使用能量来进化。在引言里。我们曾指出，Hansworth 和 Wolf[12]作过这样的假设：动物的进化按照这样一种方式来进行，它以优化收集食物的效率为目的，即优化用于获取食物的能量与食物本身能量价值的比。他们研究了蜂鸟并声称，最优的身体尺寸是根据它们如何才能变得能量有效来确定的。Schoener[36]则认为，对于一类除大小之外其它方面都相同的捕食者，只有当身体的尺寸“能使它在最短的进食时间里获取足够多的食物以维持本身的需要”，那样的捕食者才是最优的（于是会进化过来）。Emlen[10]断言，“自然选择会有利于那样一些吃食偏好的进化（不管通过先天的还是后天的渠道），这些偏好根据其导问和强度，在某物种的体力和神经所能及的范围内使该物种的各成员在单位时间里所摄入的净热量达到最多。”所以对高能效的需求支配了（在本身不知不觉、逐渐进化的意义上）吃食偏好和习惯。

我们的基本模型将假设捕食者对每投入一个单位的能量都要争取获得最多的能量。换言之，捕食者要优化

$$e = \frac{E_O}{E_I} \tag{12}$$

其中 E_O 是能量“产出”，即由进食获得的能量，E_I 是能量“投入”，即进食所花费的能量。（效率的这种测量方法是在 Roberts 的[33] 3.1 节引进的。）在生态学的文献里，e 有时称为能量效率。

优化能量效率的模型忽略了时间的作用。在某些情况下，花费一个单位的能量来捕获大量的能量可能要花很长时间，从而效率并不高。另一个模型是优化每花一个单位的时间所得的净能量。净能量是 $E_O - E_I$，单位时间里所得净能量可用

$$e' = \frac{E_O - E_I}{T} \tag{13}$$

来度量，其中 T 是获得 E_O 所花的时间。尺度 e' 可称为时能效率。在练习里，我们要研究优化 e' 的行为模型。有时，我们把尺度 e 变化一下，考虑每投入一个单位的能量所获的净能量，即

$$e'' = \frac{E_O - E_I}{E_I}$$

优化 e'' 可化为优化 e，因为 $e'' = e - 1$.

如果所论食物很小，则吃掉它所需的能量 E_I 也可能很小，从而效率 e 可能很大。尽管如此，动物对这么小的能量来源还是可能会觉得不值得去吃。什么叫小呢？小显然是个相对的概念，比如说，相对于捕食者的食物能需求量 E_R.（E_R 是一段时间里所需 E_O 的总量。）因此，较为方便的是按照相对能量产出 E_O/E_R，而不是绝对产出来考虑问题，同时也考虑相对能量效率

$$e = \frac{E_O/E_R}{E_I} \tag{14}$$

的优化问题。我们仍用字母 e 来代表这个效率。对于尺度(13)也可作类似的修正，得到相对时能效率

$$e' = \frac{(E_O - E_I)/E_R}{T} \tag{15}$$

这里 E_R 是一段时间里所需净能量 $E_O - E_I$ 的总量。在(14)中，E_R 是所需能量产出的总量。或许此地也采用所需净能量的总量更为合理，但我们还是假定(14)中的 E_R 只按 E_O 来计算，不过计算时对获取一定的能量产出总量预期所需的“平均”能量投入加以补偿。例如，2.3 节算得，一个 81 千克的人，其每天的净能量需求为

1890 千卡。这里假定能量不用于获取食物(也不用于活动、吃食等等)。为补偿能量的额外用途,我们把需求量提高到 3000 千卡。后面这个数可用于(14),前者可用于(15).

采用相对效率而不用绝对效率尚不止仅仅带来方便。能量产出 E_O、能量投入 E_I 和能量需求 E_R 都随食物品种的不同而不同,随动物的不同而不同。例如,我们下面假定 E_I 和 E_R 与动物的身体尺寸 B 有关,而 E_O 与 B 无关。这时对于某特定的食物品种就有可能成立

$$\frac{E_O}{E_I(B)} > \frac{E_O}{E_I(B')},$$

而

$$\frac{E_O/E_R(B)}{E_I(B)} < \frac{E_O/E_R(B')}{E_I(B')}$$

因此,对于身体尺度为 B 和 B' 的两种动物,吃食时第一种动物比第二种动物更为绝对有效,同时又不如第二种动物相对有效。以后将举出这样一个例子。

3.2 纯追击者和纯搜索者

Schoener[36]提出了几个模型,其中捕食者的最优尺度主要由"营养能量"关系确定。所谓"营养能量"关系即各类食物与不同大小的捕食者从这些食物中可得的相对能量值之间的关系。这些模型都假定只有孤立的捕食者,也就是说,捕食者没有竞争对象。这一假设使 Schoener 可以不考虑不同物种之间对食物的竞争问题,从而不致使情况大大地复杂化。我们这里讨论的模型主要基于 Schoener 的孤立捕食者模型。他假定这些捕食者优化相对的能效率(15). 而我们将假定的是这些捕食者优化相对能量效率。(但在练习里要考虑相对时能效率。)我们要分清两类理想化了的孤立捕食者,即纯追击者和纯搜索者。(Schoener 把这两类捕食者分别叫

作第Ⅰ类捕食者和第Ⅱ类捕食者；纯追击者这一术语来自 Mac Arthur 和 Levins 的[25]。）纯追击者不用（或很少用）能量来搜索食物；它们在某中心位置等候，直到发现食物，再花大量能量来追击这一食物。另一方面，纯搜索者所花的大量时间和能量仅仅是为了寻找食物。但一旦发现食物，就不需花（或很少花）能量去追击。在以下两节，我们要研究纯追击者和纯搜索者。大家会发现，对这两类捕食者的最优能效行为各别地建立模型牵涉到两种大相径庭的数学方法。事实上，对最有效的纯追击者我们将用确定性模型，而对最有效的纯搜索者将用随机模型。有关随机模型和确定性模型之关差异的详细讨论，请参看 Marcus－Roberts 的[27]。

我们要考虑的模型看起来是非常“定量化”的，因为对各种不同的量，诸如所用或所得的能量都有精确的公式。但是，从这些模型所能作出的预言将仅仅是“定性的”，比如预测某值先增加一段时间然后再减小。有几个理由可以说明我们为什么只能作出定性的预言。首先，模型牵涉到大量的未知常数，它们实际上是模型的参数，随捕食者的不同而不同，也随被食动物的不同而不同。第二，现有生物数据常常只对定性分析有用，原因是测量这些数据很困难，有些变量还很复杂，如此等等。但是，读者不应该认为只能得到“定性”结论的模型是无用的，或者是非数学的。定性的结论可通过精确的数学术语来表达、可用来预测、可接受检验、还可使我们取得对现实世界现象的理解。或许，对许多生物现象建立纯粹定量的模型是永远不可能的。我们得学会接受这种定性模型。

在继续进行下面的论述之前应该说明一下，并不是所有的动物都有优化的行为。例如参看 Toth[41]的文章“蜜蜂的知识与盲识”。所以动物优化能量这一假设肯定要经受检验和反驳。

4. 纯追击者

纯追击者在追击、处理和吞食猎物方面花去时间和能量。但我们假定它不花时间来寻找猎物。它监视着一个地方，确定猎物的位置，直到看到潜在的猎物为止。我们还假定监视过程不费任何能量。一旦纯追击者确定了潜在猎物的位置，它就作出决定是追还是不追，依赖于如下两个因素，即猎物的大小和离捕食者的距离。为简单计，我们假定，一旦捕食者选定了某个猎物，它就能成功地捕获它。另外，我们还假定捕食者在捕获并吃掉其猎物之后将回到监测点(监视场所)。虽然纯追击者是理想化的动物，但安的列斯蜥蜴、翠鸟、多种青蛙、某些合掌螳螂、臭虫、某些捕食猫以及某些猫头鹰都近似于我们所描述的理想化模型(Schoener 的[36])。

4.1 计算能量产出和能量投入的第一个模型

在讨论能量效率的优化之前，我们得研究几种方法来计算进食过程中的能量需求、能量投入和能量产出。我们要一步一步地来推导计算这三者的公式。关于能量需求、能量投入和能量产出，前面几个模型所引出的结论显然不能令人满意。

4.1.1 捕食者的能量需求

根据 2.3 节的讨论，休息时在某段长为 T 的时间间隔里的所需能量 E_R 为

$$E_R = MR \times T,$$

其中 MR 是(休息时的)代谢率。又

$$MR = \alpha W^{3/4},$$

其中 W 是体重，α 是比例常数，为了与有关文献，尤其是 Schoener 的模型相一致，我们以后用捕食者的体长或身体尺度 B，而不用体

重。设 $E_R=E_R(B)$ 是在给定的一段时间(我们总是认为这是一天)里身体尺度为 B 的捕食者所需的能量。为利用关系式

$$E_R = MR \times T,$$

我们得确定体重 W 与体长 B 之间的关系。

在 2.2 节我们看到,至少对于球体或立方体之类的规则几何图形而言,表面积 S 与体积的 2/3 幂成比例。根据(6)和(7),并经同样的推理,我们可以推断体积与长度 r(或 B)的立方成比例,表面积与长度的平方成比例。如果体重与体积成比例,就象我们在 2.2 节的讨论中所假定的那样,那么

$$MR = \alpha W^{3/4} = \alpha(\beta B^3)^{3/4} = \gamma B^{9/4},$$

其中 β 和 γ 是比例常数,但是,Schoener 的实验表明 W 与 B^2 成比例,而不与 B^3 成比例,从而 W 与表面积成比例,而不与体积成比例。利用这一事实,我们得到

$$MR = \alpha(\delta B^2)^{3/4} = kB^{3/2},$$

其中 δ 和 k 是比例常数。按照 Schoener 的模型,我们将用这第二个条件。因此,我们假定,在给定的一天时间里($T=1$)有

$$E_R = MR \times T = MR,$$

或

$$E_R(B) = kB^{1.5},$$

其中 k 是正常数。由于活动的时候代谢率增加,所以假定 $E_R(B)$ 与 $MR\times T$ 成比例,而不是与之相等,这样或许更为自然,因此有等式

$$E_R(B) = k_1 B^{1.5}, \tag{16}$$

其中 $k_1>k$. 我们将沿用 Schoener 论文中的这个假设,而不是按照所得净能量来计算 $E_R(B)$.

4.1.2 食物种的潜能

我们假定从某食物种可得的(热)能是该食物种的身体尺度或

体长 i 的函数。如果一食物种体长为 i，则可以假定可从该食物种得到的能量 $E(i)$ 与其体重成比例，从而与其体长的某一幂次成比例。(这又是比速增长律。)Schoener 假定 W 与 B^2 成比例，因而

$$E(i) = k_2 i^2, \tag{17}$$

其中 k_2 是正常数。以后我们也要采用这个假设。

4.1.3 用于追击的能量

在追击并捕获某食物种时，捕食者用了一定数量的能量。或许，如果要花大量的能量才能捕获某一食物种，那么只有在从中可获足够多的能量时，这一猎物才会受到追击。很自然，追击所用的能量依赖于捕食者的体长和追击时间 TP. 而追击时间又依赖于猎物离开捕食者的距离。Schoener 利用推导(16)时所用的类似方法推得：用于追击的能量 EP 与 MR 和追击时间 TP 之积成比例，即，

$$EP = k_3 B^{1.5} TP, \tag{18}$$

其中 k_3 是正常数，可解释为“追击成本”。以后我们也要采用这个假设。* TP 的值依赖于猎物离捕食者的距离，还依赖于追击者的(平均)速度 v. 为简单计，我们假定猎物并不准备(或无法)逃离。于是

$$TP = TP(r) = \frac{r}{v}, \tag{19}$$

从而

$$EP = EP(B, r) = \frac{k_3 B^{1.5} r}{v}. \tag{20}$$

读者应当注意，这一项与猎物的体长 i 无关。在练习里，我们要考虑在猎物要逃离的情况下这一公式的修改问题。

在结束这一小节之前，我们得问，v 是怎样依赖于 B、i、r 等其

* 跟上面一样，EP 与 MR×TP 成比例，而不与之相等，因为劳动时的代谢率超过休息时的代谢率。

它因素的?有关捕食者的速度 v 与其身体尺度的关系问题，尚未有定论。Smith([39]，11—12 页)争辩说，动物的最大速度应与其大小无关，至少对于充分大的动物是如此。Hill[15]也这样认为，至少对于同一类型的"类似"动物是如此。但其他作者(Bonner[6]，Hocking[16])却得到不同的结论。我们将假定，对于一切所研究的捕食者，v 是常数，与 B 无关，也与 i 和 r 无关。练习 25 和 26 要求读者减弱这一假设。

4.1.4 能量效率

在我们模型里用到的基本变量有捕食者的身体尺度 B、食物种的身体尺度 i 和食物种离开捕食者的距离 r. 我们也有几个参数 k_1, k_2, k_3 和 v. 假定大小为 B 的捕食者在距离为 r 的地方发现一大小为 i 的猎物。我们把这种猎物称为 (i,r) 猎物或 (i,r) 食物种。捕食者追击(并捕获)(i,r) 食物种的能量效率 $e(B,i,r)$ 等于多少呢? 利用相对能量效率的度量方法(14)，我们有

$$e(B,i,r) = \frac{E_O/E_R}{E_I} = \frac{E(i)/E_R(B)}{EP(B,r)}, \tag{21}$$

其中 $E(i)$ 是吃掉大小为 i 的食物种所获得的能量；$E_R(B)$ 是大小为 B 的捕食者的能量需求；$EP(B,r)$ 是用于追击的能量。因此

$$e(B,i,r) = \frac{k_2 i^2/k_1 B^{1.5}}{k_3 B^{1.5} TP(r)} \tag{22}$$

或

$$e(B,i,r) = \frac{k_2 i^2 v}{k_1 k_3 B^3 r}. \tag{23}$$

我们假定捕食者是根据优化 $e(B,i,r)$ 的目的来进化的。

4.1.5 第一个模型作出的预言

我们对固定的正数 r 和 B 来考虑能量效率 $e(B,i,r)$. 也就是说，设捕食者的身体尺度 B 固定不变，我们考虑离捕食者距离为固定常数 r 的猎物。由假设，v 是常数，于是

$$e(B,i,r) = ai^2, \tag{24}$$

其中

$$a = \frac{k_2 v}{k_1 k_3 B^3 r}. \tag{25}$$

如果我们画出 e 关于 i 的图形，就得到一条抛物线，形状如图 11.3 所示，原因是 $k_1, k_2, k3, v, r$ 和 B 都是正的，从而 a 也是正的。

现在我们问，当 r 增加时，也就是当猎物的距离增大时，e 会怎么样。从(21)知道，r 增加时，a 减小。因此我们得到一族抛物线，较宽的与较大的 r 相对应，如图 11.4 所示。e 表示每用去一个单位能量所得到的那部分能量在日能量需求中所占的份额。对于固定的 i，从图 11.4 显然可见，只要取 r 尽可能地小，也就是使猎物尽可能地近，那么 e 就较大。这一点从我们的模型或等式(23)是显而易见的。

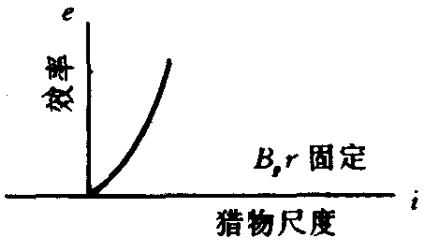


图 11.3

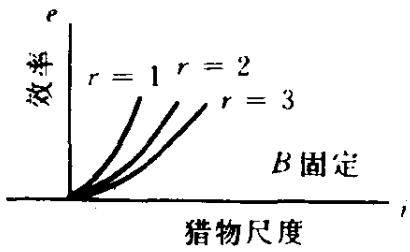


图 11.4

下面我们考虑 r 固定 B 变化的情况。从等式(25)我们又可看到，a 随 B 的增加而减小。因此，对于不同的 B 画出 e 关于 i 的图形又可以得到一族抛物线，较宽者与较大的 B 相对应，就象图 11.5 所示的那样。这一结果的含义如下：对于任意给定的猎物尺度 i 和任意距离 r，每用去一个单位的能

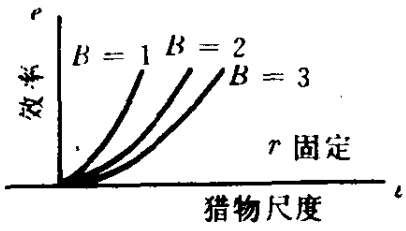


图 11.5

量，尺度较小的捕食者比尺度较大的捕食者获得更多份额的每日所需之能量。（直接从等式(23)，这也是显然的）如果利用基本假设，即捕食者的进化以优化 $e(B,i,r)$ 为目的，则从模型我们可以预言：所有的捕食者都是很小的。显然，这一预言与大自然相违背，因为大捕食者的确存在！*

4.2 第二个模型

面临模型的错误结果，我们必须研究一下所发生的情况。世上为什么有大捕食者呢？答案是大捕食者与小捕食者相比具有某些优点，因为大捕食者能处置（处死）并吃掉较大的猎物。在上面的模型里，我们略去了对用于处置（处死）和吃掉猎物的能量的讨论，实际上还略去了对小捕食者处死大捕食者的可能性的讨论。我们不考虑后面这个问题，只考虑用于处置（处死）并吃掉猎物的能量。由过去估计能量需求的经验我们知道，处置并吃掉猎物所需的能量 EHS 与代谢率有关，还与花在处置并吃掉猎物上的时间 THS 有关。特别地，我们可合情合理地假定（象等式(18)一样）

$$\mathrm{EHS} = k_4 B^{1.5}\mathrm{THS}, \tag{26}$$

其中 k_4 是正常数，解释为“处置并吃食成本”。显然，THS 依赖于捕食者和猎物的尺度 B 和 i. 但它与捕食者离开猎物的距离无关。关于 EHS 或 THS 这个课题，看来并没有很多的文献。Holling[17] 发现（对于合掌螳螂，在猎物尺度的一个小范围里，把吃食时间看成与食物种的重量成正比较为合适。根据我们以前的假设，重量与身体尺度的平方成比例，因此，我们以后假定 THS 与食物种的长度 i 的平方成正比，而与捕食者的体重无关。所以

$$\mathrm{THS} = k_5 i^2, \tag{27}$$

其中 k_5 是另外一个正常数。

---

* 如果预先限制物种的尺度，则类似的预言可能有效。

利用这些假设，我们重复能量效率 $e(B,i,r)$ 的计算得到

$$e(B,i,r) = \frac{E(i)/E_R(B)}{\mathrm{EP} + \mathrm{EHS.}} \tag{28}$$

所以

$$e(B,i,r) = \frac{k_2 i^2 / k_1 B^{1.5}}{k_3 B^{1.5} TP + k_4 B^{1.5} \mathrm{THS}}$$

$$= \frac{k_2 i^2}{k_1 k_3 B^3 r/v + k_1 k_4 k_5 B^3 i^2}$$

对于固定的 i 和 r，函数 $e(B,i,r)$ 仍具有旧函数 $e(B,i,r)$ 所具有的问题，即 e 随着身体尺度 B 的减小而增加。因此，捕食者如要优化能量的利用率，就必须很小。*

4.3 第三个模型

我们同样应该知道为什么会得到这一不幸的预言。较大身材的优点仍然没有在我们的模型里显示出来。这种优点可能表现在处置并吃掉猎物的时间上，因为较大捕食者会用较少的时间来处置追捕到的猎物。所以我们改变 THS 的表达式，以此来再次修改模型。为简单计，我们假定 THS 不仅与 i^2 成正比，而且与 B 的某个幂次成反比。容易看出，B 的这个幂次应该相对较大，以不致使 $e(B,i,r)$ 具有随 B 的减小而增加这样不幸的性质。假定

$$\mathrm{THS} = k_s i^2 B^{-s},$$

其中 k_s 和 s 是正常数。于是用(28)，我们有

$$e(B,i,r) = \frac{k_2 i^2 / k_1 B^{1.5}}{k_3 B^{1.5} r/v + k_4 k_5 B^{1.5} i^2 B^{-s}}$$

$$= \frac{k_2 i^2}{k_1 k_3 B^3 r/v + k_1 k_4 k_5 B^{3-s} i^2}$$

---

* 与上面一样，如果预先限制物种尺度的范围，这一预言就可能是对的。

由此可见 s 必须大于 3.* 我们要作这一假定。

解决了这个问题，我们来进一步研究 $e(B,i,r)$. 如果 r 和 B 是固定的正数，则有

$$e(B,i,r) = \frac{1}{a/i^2 + b}$$

其中

$$a = k_1 k_3 B^3 r / k_2 v$$

$$b = k_1 k_4 k_5 B^{3-s} / k_2.$$

因为 a 是正的，函数 e 随 i 值的增大而增大。其含义是：如果每花掉一个单位的能量时所获得的能量得到优化，那么对于离捕食者距离固定的猎物而言，较大猎物总比较小猎物更受欢迎。这个预言合理不？有些动物能吃掉大小不一的食物种，但这仅仅是因为可以得到它们吗？有没有可能在可捕获之猎物的身体尺度的一定范围内，较大猎物总是更受欢迎呢？

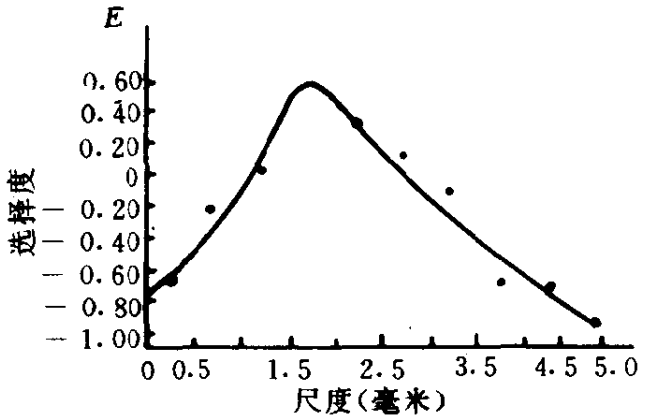
Ivlev[19]对鱼作了各种各样的研究。在这些研究里，有一件事就是他测量了鱼对大量不同大小猎物的“选择度”。图 11.6 是 Ivlev 得到的两种典型的曲线。如果食物种相对较小，则 Ivlev 的鱼对它的偏好程度随其尺度的增大而增大。但当食物种尺度变得较大时，鱼对它的偏好程度却下降了。总之，如果偏好的确显示出对能量效率的优化，那么对于固定的 B 和 r，$e(B,i,r)$ 并不总是 i 的递增函数。这一预言再一次促使我们要么对有关优化能量效率的

---

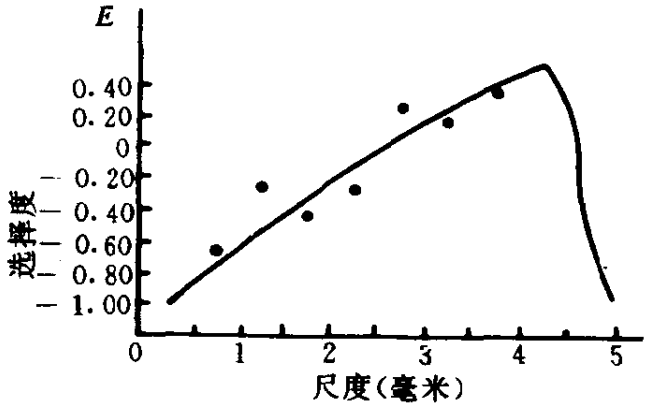
* 这是模型里唯一使得利用相对效率(14)与利用(绝对)效率(12)出现差异的地方。假如利用绝对效率，那么我们就有

$$e(B,i,r) = \frac{k_2 i^2}{k_3 B^{1.5} r/v + k_4 k_5 B^{(1.5-s)} i^2},$$

于是选择 s>1.5 就足以使 e 具有所要的性质。例如取 s=2，则相对能量效率是身体尺度的递减函数，而绝对能量效率却不是。对于有些食物种，有两个不同的身体尺度 B 和 B′使得在吃掉该食物时，身体尺度为 B 的捕食者的绝对效率比尺度为 B′的捕食者大，但相对效率却比后者小！因此在建模时，假定捕食者优化绝对效率与假定优化相对效率就有差别了。(如果把捕食者固定，并比较不同食物种的绝对效率或相对效率，那么就不会有这种麻烦。绝对效率更大当且仅当相对效率也更大。)



(a)以水蚤为食的欧白鱼;



(b)以小蝉螂为食的旋鹰鱼。

图 11.6 鱼对不同大小食物种的选择度。数据源自 Ivlev 的[19],87 页。

基本假设提出疑问,要么对模型加以修正。

4.4 第四个模型

4.4.1 模型

我们的模型中最有伸缩性的地方在 THS 的定义上。Schoener[36]指出,处置并吃掉大小为 i 的猎物所花的时间与其说与 i 的幂

函数(特别是平方函数*)有关系，还不如说与 i 的指数函数有关系。在第三个模型里，我们可以把 THS 的公式修改一下，将 i^2 代之以另一幂次 i^a，就有可能改变那尚欠满意的预言：对于固定的 B 和 r，e 随着 i 的增加而增加(练习 23)。虽然如此，我们还是要以 Schoener 的思想为线索。现在 THS 的定义中再加入与捕食者身体尺度 B 成反比的一项，我们来研究按如下方式定义 THS 的含意：

$$\mathrm{THS} = k_s \exp(k_6 i) B^{-s}$$

其中 k_5，k_6 和 s 是正常数。我们必须选择 s 大于 3 以避免模型 1 和 2 中出现的问题。为具体起见，取 s 为 4.(对于取其它值的 s，计算工作留给读者。**)因此我们假定的是

$$\mathrm{THS} = k_s \exp(k_6 i) B^{-4} \tag{29}$$

利用(28)，$e(B,i,r)$ 变成

$$e(B,i,r) = \frac{k_2 i^2}{k_1 k_3 B^3 r/v + k_1 k_4 k_5 B^{-1} \exp(k_6 i)} \tag{30}$$

作为这一公式之基础的假设在表 1 中作了总结。

表 1　第四个模型的假设

1. 捕食者每天所需的能量	$E_R(B) = k_1 B^{1.5}$
2. 食物种的潜能	$E(i) = k_2 i^2$
3. 花在追击上的时间	$TP = r/v$
4. 花在追击上的能量	$EP = k_3 B^{1.5} TP$
5. 用于处置和吃食的时间	$\mathrm{THS} = k_5 exp(k_6 i) B^{-4}$
6. 用于处置和吃食的能量	$EHS = k_4 B^{1.5} \mathrm{THS}$

注：B 是捕食者的身体尺度；i 是猎物的身体尺度；r 是猎物离捕食者的距离；v 是捕食者的追击速度，被假定为与 B,i,r 均无关的常数；k_1 到 k_6 是正常数。

* 至少对于那些与捕食者的尺度 B 相比之下比较大的 i 是这样。

** 读者可能希望知道 s 的其它取法会不会定性地改变结论。

4.4.2 预言

对于固定的(正数)r 和 B,我们研究(30)的函数 $e(B,i,r)$. 我们有

$$e(B,i,r)=\frac{ai^2}{b+c\exp(di)}, \tag{31}$$

其中

$$a=k_2$$
$$b=k_1k_3B^3r/v$$
$$c=k_1k_4k_5B^{-1}$$
$$d=k_6.$$

由函数 $e(B,i,r)$ 可得到一些曲线,它们具有所希望的性质,即对于充分大的 i,e 随着 i 的增加而减小,也就是说,de/di(实际上是 $\partial e/\partial i$)对于充分大的 i 是负的。为证明这一点,我们计算

$$\frac{de}{di}=\frac{[b+c\exp(di)]2(ai)-ai^cd\exp(di)}{[b+c\exp(di)]^2}$$

对于所有的正数 i,de/di 的分母是正的,分子可以改写为

$$A(i)=aci\exp(di)[2-di]+2abi=ai\{c\exp(di)[2-di]+2b\}.$$

令

$$x(i)=c\exp(di)[di-2],$$

则有

$$A(i)=ai[2b-x(i)].$$

对于很小的正数 i,$di-2$ 为负,从而由 c 为正知道,$x(i)$ 为负。所以,由 a 和 b 都是正的知道,对于很小的正数 i,$A(i)$ 为正,从而 de/di 为正,函数 e 递增。当 $i>2/d$ 时,$x(i)$ 是正的。对于充分大的 i,$x(i)$ 远大于 $2b$,所以函数 $A(i)$ 是负的,因此 e 递减。这样,e 开始时对于较小的正数 i 呈递增状态,某点之后又呈递减状态。特别地,它的确具有后面这个所希望的性质。

为更好地理解 e 关 i 的图像,我们需要了解当 i 取“中介”值时

e 会怎么样。考虑 $\mathrm{d}x/\mathrm{d}i$，经简单的计算得

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}i} = cd\exp(\mathrm{d}i)[di - 2] + cd\exp(\mathrm{d}i)$$

或

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}i} = cd\exp(\mathrm{d}i)[\mathrm{d}i - 1]. \tag{32}$$

因此，当 $i<1/d$ 时，x 是 i 的递减函数；当 $i>1/d$ 时，x 是 i 的递增函数。因为 $x(i)$ 开始时小于 $2b$，最终又大于 $2b$，所以肯定有一点 i_0 使 $x(i)$ 与 $2b$ 相交。(见图 11.7) 再由 $x(i)$ 在 $i=i_0$ 处单调上升得知，i_0 必然大于 $1/d$. 因此，当 $i\geqslant i_0$ 时，$x(i)$ 递增，从而对于 $i>i_0$，$x(i)$ 大于 $2b$. 从这些讨论我们知道

$$A(i) = ai[2b - x(i)]$$

当 $i<i_0$ 时为正；当 $i=i_0$ 时为 0；当 $i>i_0$ 时为负。所以曲线 $e(B,i,r)$ 与图 11.6 所示的 Ivlev 的数据很相象，且至少达到了这样一种程度，这就是曲线先上升一段时间，再达到唯一的顶峰，然后再下降。至少在泛泛的定性意义上，该模型跟 Ivlev 的数据是吻合的。

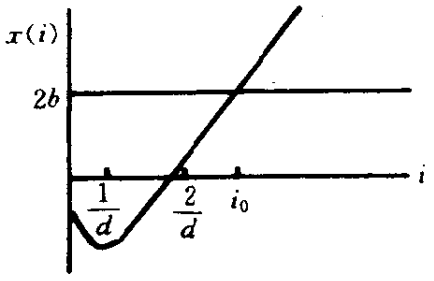


图 11.7

我们争取从这个模型作一些额外的预言。首先，由 l'Hospital 法则知道，当 i 变大时，e 趋向于 0. 所以直线 $i=0$ 是函数 e 的渐近线。我们不准备讨论曲线的凹性，因为这对于预言或许并不非常重要。e 关于 i 的曲线或多或少有点像图 11.8 的曲线。

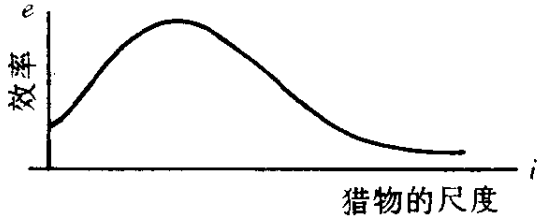


图 11.8

让 B 和 i 固定，r 变化，我们来考虑 $e(B, i, r)$. 从(30)显然可见，e 随 r 的增大而减小。这是很自然的：如果捕食者和猎物的大小固定，那么追击延续的时间越长，所用的能量就越多。这样，当 B 固定时，对于不同的 i，由函数 e 得到的一族曲线很像图 11.9 所示的那样。这些曲线相隔多远呢？如果一捕食者是“高效的追击者”——或者由于他跑得很快(v 很大)或者由于“追击成本”很小，则预期这族曲线相隔较近。另一方面，对于低效的追击者，由于它们在追击过程中损失许多能量，预期这些曲线相隔较远。例子见图 11.10(a)和(b).

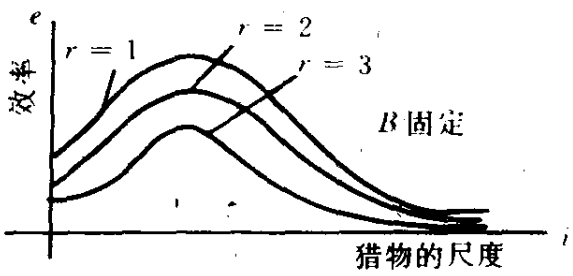


图 11.9

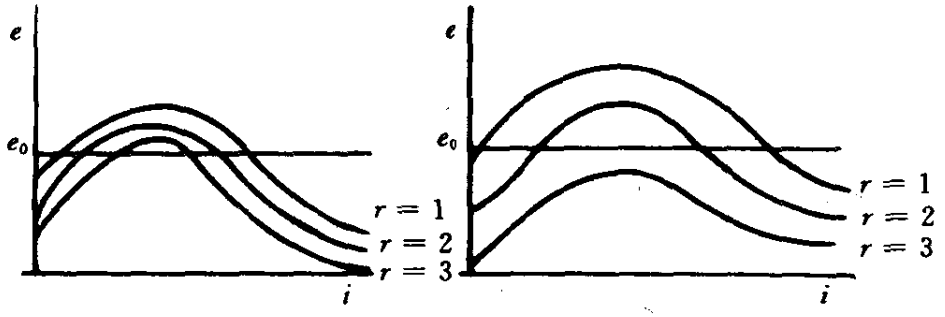


图 11.10

如果我们假定根据 e 来选择猎物，那么一种粗糙的办法就是，选择距离为 r 大小为 i 的给定猎物当且仅当 $e(B, i, r)$ 充分大，比如大于某量 e_0. e_0 这个量是某个临界值，可能会随食物量的变化而变化。在 4.7 节我们将证明，在几个额外的合理假设之下，必然要按照某个临界值来选择。从图上看，猎物被俘当且仅当相应的 e

(B,i,r)位于高为e_0的水平线之上方，如图 11.10 所示。我们看一下两类捕食者所选择的不同食物种。高效追击者(图 11.10((a))所选择的猎物距离范围较大(直线$e=e_0$与更多的r-曲线相交)，而体长范围较小(直线$e=e_0$与r-曲线相交处i值的范围较小)。低效追击者却相反。* 通过类似的推理得知高效追击者应有较大的活动范围，** 也就是为猎取食物而走过的最大路程比低效追击者长。但其猎物尺度范围要小一些，也就是所捕猎的猎物的最大尺度要小一些。这些预言是 Schoener[36] 作出的，除他之外还有 MacArthur 和 Levins[25]、MacArthur 和 Pianka[26] 以及 Rosenzweig[35]. 我们可以用另一种方式叙述这些预言：具有最大活动范围的物种，其猎物尺度最小；具有最小活动范围的物种，其猎物尺度范围一定最大。注意从 3.2 节讨论过的意义上说，这些预言都是纯定性的，但很精确，可用数据来检验。下一节我们把第二个预言与数据作比较。

在研究数据之前，我们再作一个预言。随着食物量的相对增加，临界值e_0会增大——捕食者"有力量"捕获更为能量有效的物种，原因是能得到的这种食物增多了。鉴于此，捕食者的活动范围变小，猎物尺度范围也是如此。由于高效追击者的曲线比低效追击者更为紧凑，所以当食物量变化时，高效追击者活动范围的变化程度(相对说来)比低效追击者大。另一方面，高效追击者猎物尺度范围的变化程度比低效追击者小。(从图上看就是：如把直线$e=e_0$稍向上移动一点，则它使追击者走过之路程r的最大尺度产生变化，且高效追击者的这种变化相对说来比低效追击者更为剧烈。另一方面，直线的移动使追击者吃掉的食物的最大尺度i产生变化，且低效追击者的这种变化相对说来比高效追击者更为剧烈。)换句

---

* 我们的推理含有一个微妙的谬误。以后在 4.8.3 节要把它提出来。

** 对于这个概念，用"范围"这个词或许不是很恰当，但为与文献统一起见，我们还是这样用。

话说，活动范围相对变动最大的物种，其猎物尺度范围的相对变动最小；活动范围相对变动最小的物种，其猎物尺度范围的相对变动最大。下一节我们要使这些预言变得更为明确，同时也研究一些数据。

4.5 有关活动范围之预言的检验

表 2 对几种北美猛禽列出了体重、活动范围和猎物尺度范围等数据。* 可惜关于尺度范围的数据是用重量而不是用长度来表示的，但我们还是要采用这种数据，因为长度是重量的递增函数，预计有类似的定性特征。观察次数显示在标有 N 的那一列，平均活动范围和平均猎物尺度范围在标有 M 的那一列。表中某些猎物尺度范围尚还欠缺，所以是不完全的，但在那些两方面数据都具备的鸟中，隼属猛禽确实既具有最大的平均活动范围(0.78)又具有最小的平均猎物尺度范围(84.4)．不幸的是，具有最小平均活动范围的猛禽，即鹭属猎头鹰并不具有最大平均猎物尺度范围。这样一些比较所以没有多大意义，一个理由就是我们的预言是在身体尺度 B 固定，从而体重固定的假设下推导出来的，但在表 2 的四种鸟中，任何两种鸟的体重均不相同，虽然所测的是活动范围和猎物尺度范围。倘若我们对两种红尾鹭，即密西根变种和怀俄明变种都已获得猎物尺度范围的数据，那么预言就可以检验了，因为这两种鸟具有相同的重量。这说明了建模中的一个共同问题，即数据往往不以所要的形式出现。或者根本得不到。

当研究这些数据时，尽管我们认识到它们有时并不以检验预言所需的形式出现，但我们还是回到上一节作出的最后一个预言，也就是高效追击者活动范围的相对变差比低效追击者大，而猎物尺度范围的相对变差比低效追击者小。为检验这个预言，我们得进

---

* 嘴强壮而有缺口、爪坚硬的肉食鸟，如猎鹰、鹰、猫头鹰等。

一步明确"相对变差"的含意。

表 2　一些北美猛禽活动范围和猎物尺度范围的观察次数(N)、平均值(N)、标准变差(SD)和变差系数($CV=100SD/M$)*

物种	体重	活动范围（平方英里）				猎物尺度范围（克）			
	（克）	N	M	SD	CV	N	M	SD	CV
赤肩鵟(密西根)	625	37	0.23	0.13	59	27	759	589	78
红尾鵟(密西根)	1126	5	1.64	0.35	21	…	…	…	…
红尾鵟(怀俄明)	1126	8	0.73	0.35	48	7	3025	1786	59
鸡鵟(密西根)	470	15	0.77	0.64	83	11	1135	142	13
美洲隼(怀俄明)	114	11	0.78	0.50	64	8	84.4	63.2	75
斯温氏鵟(怀俄明)	988	4	1.12	0.57	51	…	…	…	…

* 由 J. C. Craighead 和 F. C. Craighead[9]的数据经计算而得。有关密西根猛禽的数据系多年积聚而得。食物尺度范围的数据基于对不同鸟巢的记录。每个鸟巢看成为一次观察。昆虫不包括在内。资料摘自 Schoener 的[36]，290 页。

表 3

鼠(盎司)	1.7	2.0	2.1	1.9	2.5
象(盎司)	320,000	281,600	390,400	281,600	

在表 2 标有 SD 的那一列中，我们列出了鸟禽活动范围和猎物尺度范围的标准变差。如果这两个变量的平均值差异很大，则单单 SD 尚不能准确地测出可供相互比较的变差。举个例子来说，假定我们计算了鼠和象的重量，如表 3 所示。鼠的平均重量为 2.04 盎司，标准变差为 0.2966 盎司。象的平均重量为 318,400 盎司，标准变差为 51300 盎司。象重量的变动程度是不是比鼠更大呢？这

是个很难回答的问题。标准变差是大一些，不过，如以单位吨计象的重量，则所得变差比 51,300 小，这时平均重量为 9.95，标准变差为 1.603. 因此，只需使用大一点的数，变差就会变大，即使在变差与原数相比之下很小时也是如此。为解决这个问题，统计学家们定义了变差系数 CV，用以测量相对离散程度。它的定义是

$$CV = 100 \times \frac{SD}{M}.$$

由此，鼠的变差系数为

$$CV = 100 \times \frac{0.2966 \text{ 盎司}}{2.04 \text{ 盎司}} = 14.5\%,$$

象的变差系数则为

$$CV = 100 \times \frac{51,300 \text{ 盎司}}{318,400 \text{ 盎司}} = 16.1\%.$$

泛泛而言之，象体重的可变性与鼠相差无几。顺便提及，假如有一象的样本，其平均重量为 318,400，但标准变差只有 0.2966 盎司，那么就所有实用的目的而言，这些象的重量都差不多。此时象体重的可变性若与鼠相比，就显得很小了。（读者应对此加以验证。）另外，注意 CV 与所用的单位无关，因为象的重量若以吨计，则所得 CV 仍为 $100\times(1.603/9.95)=16.1\%$.

表 2 列出了活动范围和猎物尺度范围的变差系数。这里，若物种活动范围的变差系数达到最大，则其猎物尺度范围的变差系数达到最小。附合这一条件的物种是鸡鹰。（注意鸡鹰猎物尺度范围的标准变差比美洲隼大，但测量变差时重要的是 CV.）另一方面，在猎物尺度范围已经知道的那些物种中，活动范围之变差系数最小的物种是红尾鵟，而该物种猎物尺度范围的变差系数并非最大。这里，我们也不过多地利用这些观察结论，因为数据不满足身体尺度（从而体重）相同的假设。

由于红尾鵟的密西根变种和怀俄明变种体重相同，有关这两者的预言可以互相比较。由活动范围引出的 SD 对于这两物种是

相同的。但由于平均活动范围大不相同，因而所表示的范围变差也大不相同。注意在这两者中，密西根鸟禽在平均活动范围上要大得多，而怀俄明鸟禽在变差系数方面却高出许多。对于活动范围，我们的模型预言，CV 和 M 越大，则追击效率就越高。这些数据显然表明，变差系数越大，平均值未必也越大，显然我们期望如此。* 在 4.8 节，我们还要回到有关活动范围和猎物尺度范围的 CV 与 M 之间的关系上来。

4.6 最佳身体尺度

我们继续分析第四个模型，看看它对最优身体尺度能作什么样的预言。先假定 i 和 r 固定，B 变化，由(30)我们得到

$$e(B,i,r) = \frac{\alpha}{\beta B^3 + \gamma B^{-1}} = \frac{\alpha}{\beta B^4 + \gamma},$$

其中

$$\alpha = k_2 i^2$$

$$\beta = -k_1 k_3 r/v$$

$$\gamma = k_1 k_4 k_5 \exp(k_6 i).$$

所以

$$\frac{de}{dB} = \frac{(\beta B^4 + \gamma)\alpha - \alpha B(4\beta B^3)}{(\beta B^4 + \gamma)^2}$$

$$= \frac{\alpha\gamma - 3\alpha\beta B^4}{(\beta B^4 + \gamma)^2}$$

因此，要使 $de/dB=0$，只要

$$\alpha\gamma - 3\alpha\beta B^4 = 0,$$

或

---

* 这一预言看来在这里并不成立。用以导出此预言的推理中有一微妙的谬误，以后要加以揭示，因而我们不放弃这一模型。

$$B=\sqrt[4]{\frac{\alpha\gamma}{3\alpha\beta}},$$

即

$$B=\sqrt[4]{\frac{k_4k_5v\exp(k_6i)}{3k_3r}} \tag{33}$$

由(33)得出的 B 值是 e 的最大值点，因为从导数公式容易看出，当 B 小于该值时，de/dB 为正；而当 B 大于该值时，de/dB 为负。所以，每花费一个单位的能量来捕获大小为 i 距离为 r 的猎物时得到所需能量的一个份额，而身体尺度由(33)表出的捕食者使这一份额达到最大。这样的最佳身体尺度怎样随 i 和 r 变化呢？由(33)显然可见，当 r 固定，i 增大时，最佳值 B 也增大。所以假如距离固定，则猎物越大，最佳身体尺度也就越大。当 i 固定，r 增加时，最佳值 B 减小。所以假如猎物大小固定，则距离越远，最佳身体尺度也就越小。(另外，追击所用的能量也越多。)一般来说，如果多数猎物尺度都很大，距离又相当近，则较大的 B 更为有效。考虑最佳身体尺度关于其它参数的灵敏度也是有趣的。当“追击成本”k_3 减小或速度 v 增大时，最佳值 B 增大。因此“高效追击者”可能有较大的身体尺度。(这一预言可能有点误差，一个原因是我们的模型并没有把速度增大时捕食者所加入的能量计算进去。由于高速和强列活动的确要用去更多的能量，所以快速追击者的最佳身体尺度会没有这么大。)最后我们看到，当“处置并吃食成本”k_4 增大时，最佳身体尺度也增大。

对于这些接踵而至的预言，作者尚不知有没有精确的检验方法。但作这样的检验肯定是有趣的。无论如何，这种模型有助于我们仔细地理清某些关系。

所有这些预言都是让一个因素变化，而把所有其它因素都固定。但至少就 i 和 r 而言，食物种有各种不同的尺度和各种不同的距离。对于一对 i 和 r，某种身体尺度是最佳的，而对另一对不同的

i 和 r，又有另一种最佳身体尺度。在这种情况下，怎样预测身体尺度呢？为回答这个问题，我们得考虑在捕食者面临不同尺度、不同距离的潜在食物种的某一分布时，它会怎样选择食谱。下一节我们来做这件事。

4.7 贪婪算法

假定捕食者对将来某一天潜在食物种关于大小和距离的分布情况了如指掌。为了用最少的能量获得这一天的最低能量需求，* 捕食者会怎样选择食物呢？

列出食物品种及其(相对)能量产出 E_O/E_R 和能量投入 E_I. 捕食者从这些食物中选择了一组食物 S 后就这样计算那一天的相对能量效率：

$$e = \frac{\text{所得总能量 / 所需能量}}{\text{花费的总能量}}.$$

即

$$e(S) = \frac{\sum\limits_{S} E_O/E_R}{\sum\limits_{S} E_I}, \tag{34}$$

其中和式下面的记号 S 表示产出和投入只对集合 S 中的食物品种求和。怎样选择食物品种才能满足每日所需同时又使(34)中的 $e(S)$ 尽可能地大呢？这个问题已在 Roberts[33] 的 3.2 节作了相当详细的讨论，那时它被称为整体最优效率问题或 GOE 问题的变种(那篇文章的问题(6))。优化 $e(S)$ 的一个很自然的办法就是让捕食者贪婪，此法源自如下的假设：捕食者要选择具有最大能量效率的食物种。在每个阶段，他观察尚存的食物种，并使选择的食物种具有最大的相对能量效率：

---

* 读者可能希望考虑这样一个问题：如果最小能量需求按净能量 $E_O - E_I$ 来表达，而不是按能量投入 E_O 表来表达，那么这一节的讨论会有什么样的变化？

$$e = \frac{E_O/E_R}{E_I}$$

(如果若干食物种达到同一最大值,则他选其中的任何一个。)他继续选择这样的食物种,一直到日需求量得到满足,也就是说,一直等到 E_O/E_R 关于所选食物种的和刚刚达到或超过 1,或者说一直到 E_O 关于所选食物种的和刚刚达到或超过 E_R.

我们考虑一个具体的例子来说明贪婪算法如何进行。假定在某 24 小时里,预计食物种的分布大致(在具有给定身体尺度 B 的捕食者看来)如表 4 所示。该表也列出了可从某给定食物种中获得的能量 $E(i)$ 以及相对能量效率 $e(B,i,r)$. 假定捕食者在 24 小时里总的能量需求为 $E_R=E_R(B)=500$ 千卡。具有最大 $e(B,i,r)$ 的食物种是(12,1)食物种,即大小为 12 厘米距离为 1 米的食物种。这样的食物种有两个,应该先吃,从而为所需的每一千卡能量提供了总数为 $2\times 36/500=72/500$ 的食物能。下一个最有效的食物种是(12,2). 这样的食物种有六个,从而为所需的每一千卡提供了 $6\times 36/500$ 千卡。所以到这里为止,所提供能量的总数为 288/500. 再下一个最有效的食物来源是食物种(10,1). 这样的食物种有 12 个,从而为每千卡所需的能量提供的总数为 $12\times 20/500=240/500$ 千卡。但 $288/500+240/500=528/500$ 大于 1. 可见,吃掉 12 个(10,1)食物种中的 11 个就刚好达到足够多的能量来满足需要,因为

$$11\times\frac{20}{500}=\frac{220}{500},$$

$$\frac{288}{500}+\frac{220}{500}=\frac{508}{500}.$$

而

$$10\times\frac{20}{500}=\frac{200}{500},$$

$$\frac{288}{500}+\frac{200}{500}=\frac{488}{500}.$$

因此，对于对食物分布情况了如指掌的捕食者，其贪婪策略是吃两个(12,1)食物种，6 个(12,2)食物种，11 个(10,1)食物种。至于其它食物种，他就不吃了。

表 4

体长 i (厘米)	距离 r (米)	(i,r)食物种的个数 $N(i,r)$	$E_O=E(i)$	$e(B,i,r)$
10	1	12	20	3
10	2	5	20	2
10	3	1	20	1
12	1	2	36	6
12	2	6	36	4
12	3	4	36	2

并非所有的食物种每次都出现。但只要预先知道每类食物种的个数有多少，捕食者就可以计算出贪婪解中所吃(i,r)食物种的个数 $m(i,r)$. 然后利用这些数来计算临界值 e_0，它是所有满足 $m(i,r)\neq 0$ 的(i,r)中 $e(B,i,r)$的最小值。如果出现了一个类型为(i,r)的食物种，那么只要 $e(B,i,r)$大于临界值，而且捕食者尚未吃到 $m(i,r)$个这样的食物种，他就选择这一食物作追击目标。Schoener[36]把捕食者说成有点“程序化似地”按照这种办法选择猎物。当食物供应出现波动时，食物种的分布也会变化。根据 Schoener 的说法，“饥饿”所起的作用是改变这一程序，它告诉捕食者改变其临界值 e_0 及其数目 $m(i,r)$. 这一假设看来与实际数据相吻合。Holling[17]业已说明，合掌螳螂饥饿时比将近饱腹时要走过更长的路程来捕获猎物。

贪婪策略或贪婪算法是不是一定导致食物种的最优选择呢？

也就是说，是不是可以选择一些食物种使所得 $e(S)$ 更大呢？在[33]的 3.2 节我们已说明后者的答案是肯定的，例如，假定表 5 是有关现有食物种的数据，且 $E_R=760$，则贪婪算法表明要先选择食物种(12,2)，再选择食物种(11,3)．但是，选择食物种(12,2)和(10,4)也刚刚满足日需求量 $E_R=760$．我们将看到后者是个更好的解。其实，根据定义

$$\frac{E_O/E_R}{E_I}=e(B,i,r)$$

所以

$$E_I=\frac{E_O/E_R}{e(B,i,r)}$$

表 5

体长 i	距离 r	$N(i,r)$	$E_O=E(i)$	$e(B,i,r)$
12	1	1	750	7.5
11	3	1	250	5.0
10	4	1	10	1.0

因此，表 5 中食物种的能量投入如下表所示

食物种	E_I
(12,2)	0.132
(11,3)	0.066
(10,4)	0.013

从而贪婪解 $S=\{(12,2),(11,3)\}$ 的

$$e(S)=\frac{750/760+250/760}{0.132+0.066}\approx 6.6,$$

而 $T=\{(12,2),(10,4)\}$ 的

$$e(S) = \frac{750/760 + 10/760}{0.132 + 0.013} \approx 6.9$$

(本例取自 Roberts[33]表 4 的一个例子。)

Roberts[33]3.2 节证明,这种贪婪算法有时会达到 GOE 问题(的变种)的最优解,即所选择的食物种使(34)的 $e(S)$ 达到最大;有时也达不到。但是他又辨论道,利用这种方法是很自然的,比如在有关投资的决策中,我们或许会利用这种算法的变种。因此,尽管这不是最好的办法,但在建立描述性行为模型时,由于要对动物的行为加以描述,我们假定它的确使用这种方法并非不合理。(倘若建立的是传统模型,也就是要说明动物的行为应该是什么样的模型,那就得为这种方法担心了。)所以,我们以后假定纯追击者利用贪婪算法。

在结束这一章之前我们说明一下,我们所作的几个假设单独看起来都是合理的,但把它们结合起来看就有点奇特了,我们假定捕食者有办法"知道"将来的食物分布情况,但他所知道的还不能多到足以使他避开那些并不始终达到最优总能量效率的方法。相反,他会觉得实际使用时贪婪算法较为容易。其理由或许是他并不实际"知道"分布情况,而是据经验"获悉"该用哪个量级的 e_0 和 $m(i,r)$ 才能在利用贪婪法的情况下尽可能地有效。

4.8 用贪婪算法作进一步的预言:计算机模拟和有关食物分布的假设

当模型象前述模型那么复杂时,用计算机模型有时可以更好地理解其细节。特别地,利用这种方法可使我们更清楚地看到能量效率模型的各种预言,而且还可以作出新的预言。计算机模拟方法是这样的:对于选定的参数 k_1 到 k_6,v 以及变量 B,可以算出 $E(i)$、$E_R(B)$和 $e(B,i,r)$的值。利用贪婪算法又可算出选自某群体、类型为(i,r)的猎物个数 $m(i,r)$. 由 $m(i,r)$可进而算出所选食物种的 r

的平均值和最大值、i 的平均值和最大值、r 的变差系数、i 的变差系数等量值。在上一节的那个例子里，

$$m(12,1) = 2$$
$$m(12,2) = 6$$
$$m(10,1) = 11$$
$$m(i,r) = 0, \quad \text{其它}(i,r).$$

所选猎物的平均距离为

$$\frac{2 \times 1 + 6 \times 2 + 11 \times 1}{19} = 25/19 \approx 1.3,$$

距离的标准变差为

$$\sqrt{\frac{(2 \times 1^2 + 6 \times 2^2 + 11 \times 1^2) - 19 \times (25/19)^2}{19 - 1}} \approx 0.48,$$

距离的变差系数为

$$100 \times \frac{0.48}{1.3} \approx 37\%.$$

有了这些数据，我们可以更好地理解有关这些数据与参数或变量之间相互关系的种种预言，例如追击者日趋有效这一预言，它说的是，当 k_3 减小或 v 增大时，r 的最大值（活动范围）将增加，而 i 的最大值（猎物尺度范围）将减小。这是我们在 4.5 节研究过的有关高效追击者和低效追击者的预言。另外，这些预言与有关数据一起还有助于估计出模型的参数。

作计算机模拟所需要的就是要有象上一节那样的例子，也就是要有样本群体数，或诸 (i,r) 食物类的食物个数 $N(i,r)$. 本节我们讨论如何产生这样的群体数，以供计算机模拟之用。之后我们给出具有这种群体数的一个例子，并对它进行一些运算。有关产生群体数的讨论均严格遵照 Schoener[36] 的论述。

4.8.1 距离给定时的食物量

作为开始，我们很自然地假定，在较长的一段时间里，比如一

天，食物种在所论区域上均匀分布。为便于计算机模拟，我们要离散地选择距离，比如选择整数值。为此可以这样来做：假定 D 是食物种的密度，即在一天时间里每单位区域出现的食物种总数。在半径为 ρ 的圆盘内出现的这种食物种的个数为 $\pi\rho^2 D$. 我们考虑离所论区域中心（捕食者的休息处或监视点）的距离介于 $r-1$ 和 r 之间的所有之点。这些点都落在这样一个圆环，其边界是以 $r-1$ 和 r 为半径的圆周。（见图 11.11.）出现在这圆环里的食物种个数为

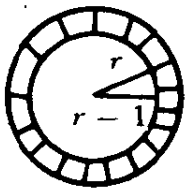


图 11.11

$$N(r) = \pi r^2 D - \pi(r-1)^2 D$$

或

$$N(r) = \pi D(2r-1) \tag{35}$$

这个数可用作距离 r 处食物种数量的估值。我们通常对 r 的一些“合理的”整数值进行运算，比如 $r=1,2,\cdots,10$. 或者用公式(35)，以便能用贪婪算法求出最优解。

由此，可以把 4.4 节末尾关于食物量的讨论说得更为明确。如果 D 增大（食物变丰富），则 e_0，（被食物种能量效率的邻界值）必然增大，从而活动范围和猎物尺度范围必然减小。

注* 假如我们利用 $r-1/2$ 和 $r+1/2$ 之间的圆环，则算得的 r 处食物种数目要稍微精确一些。为说明这一点，我们证明：对于 $d \geqslant 1$，距离介于 $d-1$ 和 d 之间的所有食物种离开中心的平均距离介于 $d-1/2$ 和 $d-1/3$ 之间，而且当 d 无限增大时趋于 $d-1/2$. 所以宽度为 1 的圆环里的食物种离开中心的平均距离接近于环内各食物种离开中心之距离的中点。因此，至少对适当大的 r 而言，

---

* 这一注解可以省去不读。不过在这种情况下，读者应该直接转向 4.8.2 节。要看懂这里的证明，读者应熟悉连续概率密度函数。

距离 r 处的食物种数目可用介于 $r-1/2$ 和 $r+1/2$ 之间的圆环来估计，而在这里的食物种数目可计算出来为(根据等式(35))

$$\pi D[2(r+1/2)-1]=2\pi Dr.$$

这就是距离 r 处食物种数目的估算值，它比(35)更为精确。

为证明有关平均距离的论断，假定所有的食物种都含在半径为 Δ 的圆内。于是某食物种出现在半径为 d 的圆内的概率为

$$F(d)=\frac{\pi d^2 D}{\pi\Delta^2 D}=\frac{d^2}{\Delta^2}.$$

与这一渐增分布函数相对应的概率密度函数是

$$f(d)=F'(d)=2d/\Delta^2.$$

因此，如果一食物种处于 $d-1$ 和 d 之间所成的区间里，则它离开中心的期望距离为

$$e_d=\frac{1}{p_d}\int_{d-1}^{d} sf(s)\mathrm{d}s,$$

其中 p_d 是食物种处于 $d-1$ 和 d 之间所成区间的概率。根据前面的计算，该区间的食物种数目为 $\pi D(2d-1)$，故

$$P_d=\frac{\pi D(2d-1)}{\pi\Delta^2 D}=\frac{2d-1}{\Delta^2}$$

因此

$$\begin{aligned}
e_d&=\frac{\Delta^2}{2d-1}\int_{d-1}^{d} s\,\frac{2s}{\Delta^2}\mathrm{d}s\\
&=\frac{\Delta^2}{2d-1}\int_{d-1}^{d} s\,\frac{2s^2}{\Delta^2}\mathrm{d}s\\
&=\frac{2}{3}\,\frac{1}{2d-1}[s^3]_{d-1}^{d}\\
&=\frac{2}{3}\,\frac{1}{2d-1}[3d^2-3d+1]\\
&=\frac{2}{3}\,\frac{1}{d-1/2}[3d^2-3d+1]
\end{aligned}$$

$$= \frac{1}{d-1/2}[d^2 - d + 1/3]$$

$$= \frac{1}{d-1/2}\left[(d-1/2)^2 + \frac{1}{12}\right]$$

$$= d - 1/2 + \frac{1}{12d-6}.$$

因为 $d \geqslant 1$，所以 $1/(12d-6)$ 这一项介于 0 与 1/6 之间，从而 e_d 介于 $d-1/2$ 和 $d-1/3$ 之间。当 d 变大时，

$$e_d - (d-1/2) = \frac{1}{12d-6} \to 0,$$

这就是我们要证明的。

4.8.2 食物尺度的分布

食物种关于尺度并非均匀分布。Schoener 和 Janzen[37]的数据表明食物尺度服从对数正态分布。我们说变量 i 服从均值为 μ. 标准变差为 σ 的对数正态分布是指 lni 服从均值为 $ln\mu$，标准变差为 σ 的正态分布。为便于计算机模拟，我们要离散地选择食物尺度，比如只选整数值。我们将看到如何由对数正态分布得到食物尺度的这样一种分布。

首先，我们把定义对数正态分布所需的两个参数，均值 μ 和标准变差 σ 固定下来。Schoener 和 Janzen 列出了从现实食物种分布中得来的这些参数的种种数值。假定我们已计算出距离 r 处食物种的数目 $N(r)$，比如说用的是前一小节的方法。在计算机模拟中，尺度为 i 的那部分食物种所占的比例可用尺度介于 $i-1/2$ 和 $i+1/2$ 之间的那些食物种所占的比例来代替。要计算这一比例 P_i，只要利用正态分布表并计算均值为 $ln\mu$，标准变差为 σ 的正态随机变量落在 $ln(i-1/2)$ 与 $ln(i+1/2)$ 之间的概率即可。说得更明确一点，我们要在标准正态分布（均值为 0，标准变差为 1）表中查找标准正态随机变量落在

$$\frac{\ln(i-1/2) - \ln\mu}{\sigma} \text{ 与} \frac{\ln(i+1/2) - \ln\mu}{\sigma}$$

之间的概率。尺度为 i 的食物种所占的这个比例数乘以距离 r 处的食物种数目即得(i,r)食物种的数目 $N(i,r)$，即

$$N(i,r) = P_i N(r).$$

$N(i,r)$可由四舍五入取整而得。(这种方法要假定在给定距离处，食物尺度的分布与距离无关，这个假设并非不合理。)

举个例子来说，假定 $D=1$，$\mu=10$，$\sigma=0.5$. 由等式(35)，距离 $r=10$ 处的食物种数目为

$$N(10) = \pi D(2r-1) = 19\pi \approx 59.7.$$

尺度为 $i=2$ 的食物种所占的比例可这样来求：算出标准正态随机变量介于

$$\frac{\ln(2-1/2)-\ln 10}{0.5} \text{ 与 } \frac{\ln(2+1/2)-\ln 10}{0.5}$$

即介于

$$-3.79 \text{ 与 } -2.77$$

之间的概率。这一概率等于 $P_1=0.003$，所以类型为$(i,r)=(2,10)$的食物种介数为

$$N(2,10) = p_2 N(10) = 0.003 \times 59.7 = 0.18,$$

经四舍五入取整即得 0.

计算一下得加以考虑的 i 的取值范围是很有意思的。鉴于四舍五入取整这一过程，我们要求 i 使得 $N(i,r)$至少达到 0.5，也就是

$$p_i \times \pi D(2r-1) \geqslant 0.5$$

如果 $r=R$ 是所论之 r 的最大值，则要求满足的是

$$p_i \geqslant \frac{0.5}{\pi D(2R-1)} = \lambda.$$

如果我们把那些超出其界限就使对数正态分布的两个尾巴都小于 λ 的 i 除去，那么就求出了所有这样的 i. 换言之，选取整数 i_L 使得当

$$\frac{\ln(i_L - 1/2) - \ln\mu}{\sigma} = k$$

时，标准正态随机变量小于 k 的概率小于 λ. 于是，任何使得 $i<i_L$ 的整数都一定满足 $p_i<\lambda$. 同样，如选择 i_U 使得当

$$\frac{\ln(i_U + 1/2) - \ln\mu}{\sigma} = l$$

时，标准正态随机变量大于 l 的概率小于 λ，则当 $i>i_U$ 时有 $p_i<\lambda$.

由上述等式，我们有

$$i_L = 1/2 + \exp[\sigma k + \ln\mu]$$

$$i_U = -1/2 + \exp[\sigma l + \ln\mu]$$

在现在这个例子里，$\mu=10$，$\sigma=0.5$，$D=1$. 假定 $R=10$，则

$$\lambda = \frac{0.5}{19\pi} = 0.008$$

所以

$$k = -2.41$$

$$l = 2.41$$

故

$$i_L = 3.50，必须看作\ 3$$

$$i_U = 32.87，必须看作\ 33$$

因此，i 介于 3 和 33 之间的所有数值包括了所需的各种情况。（这就是为什么上面用 $i=2$ 计算时得到 0.003 这么低的概率。）

4.8.3 样本模拟

本节我们作一个样本模拟。要检验的是 4.4 节里有关活动范围的某些预言。特别地，我们来检验食物密度的变化会怎样影响走过的距离以及被食物种的尺度，同时还要看看捕食者速度的变化会怎样影响这些数值。我们从尺度固定为 $B=1$ 的捕食者开始。为便于讨论，我们对参数 k_1 选值如下：

$$k_1 = 500, k_2 = 1, k_3 = 1/500, k_4 = 1/500, k_5 = 0.01, k_6 = 1$$

下面考虑 v 的两个值 $v=1$ 和 $v=2$，以便于作比较。

表 6　满足 $\pi=5,\sigma=0.5$ 的对数正态随机变量处于 $i-1/2$ 与 $i+1/2$ 之间的概率 p_i

i	p_i
<1	0
1	0.0080
2	0.0743
3	0.1566
4	0.1779
5	0.1585
6	0.1232
7	0.0925
8	0.0644
9	0.0443
10	0.0309
11	0.0219
12	0.0139
13	0.0103
14	0.0067
15	0.0047
16	0.0035
17	0.0024
>17	0.0060

先考虑距离 $r=1,2,\cdots,10$ 处的猎物，并令 $D=1$. 我们同样选取 $\mu=5,\sigma=0.5$. 由这些值，再用上节末尾的方算得 $i_L=1,i_U=17$. 事实将表明，其余参数一旦选定，在任何情况下我们就都不必考虑 i 范围的下端部分，也不必考虑 r 范围的上端部分。

选定所有的参数之后，我们来计算表 6 中的 p_i，表 7 中的 $N(i,r)$ 和表 8 中的 $e(B,i,r)$. 读者或许想检验某些计算结果的正确性。如果 v 由 1 变为 2，则 $e(B,i,r)$ 的值也发生变化，新的值如表 9

所示。D 的值也可加以改变，如将 D 乘以 d，则结果只是把 $N(i,r)$ 乘以 d. 我们除了考虑 $D=1$ 之外，也要考虑 $D=2$ 和 $D=4$ 的情形。（当然，对于大一些的 D，可能得考虑更大范围的 i. 事实表明，其余参数如果像上面那样选择，则除了所示计算结果中的那些 i 之外，不再需要其它 i 了。）

表 7　在食物密度 $D=1$、对数正态分布的参数为 $\mu=5$，$\sigma=0.5$ 的情况下类型为 (i,r) 的猎物数*

i \ r	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0.03	0.08	0.13	0.18	0.23	0.28	0.33	0.38	0.43	0.48
2	0.23	0.70	1.17	1.63	2.10	2.57	3.03	3.50	3.97	4.43
3	0.49	1.48	2.46	3.44	4.43	5.41	6.40	7.38	8.36	9.35
4	0.56	1.68	2.80	3.91	5.03	6.15	7.27	8.38	9.50	10.62
5	0.498**	1.49	2.49	3.49	4.48	5.48	6.47	7.47	8.47	9.46
6	0.39	1.16	1.94	2.71	3.48	4.26	5.03	5.81	6.58	7.35
7	0.29	0.87	1.45	2.03	2.62	3.20	3.78	4.36	4.94	5.52
8	0.20	0.61	1.01	1.42	1.82	2.23	2.63	3.03	3.44	3.84
9	0.14	0.42	0.70	0.97	1.25	1.53	1.81	2.09	2.37	2.64
10	0.10	0.29	0.49	0.68	0.87	1.07	1.26	1.46	1.65	1.84
11	0.07	0.21	0.34	0.48	0.62	0.76	0.89	1.03	1.17	1.31
12	0.04	0.13	0.22	0.31	0.39	0.48	0.57	0.66	0.74	0.83
13	0.03	0.10	0.16	0.23	0.29	0.36	0.42	0.49	0.55	0.61
14	0.02	0.06	0.11	0.15	0.19	0.23	0.27	0.32	0.36	0.40
15	0.01	0.04	0.07	0.10	0.13	0.16	0.19	0.22	0.25	0.28
16	0.01	0.03	0.05	0.08	0.10	0.12	0.14	0.16	0.19	0.21
17	0.01	0.02	0.04	0.05	0.07	0.08	0.10	0.11	0.13	0.14
>17	0.02	0.06	0.09	0.13	0.17	0.21	0.25	0.28	0.32	0.36

* $N(i,r)$必须四舍五入取整。如果 $D=d$，则这些数先乘以 d 再取整。

** 这里将其写成三位小数，原因如下：如写成 0.50，则四舍五入后得猎物数为 1；而写成 0.498，经四舍五入所得猎物数为 0.

表 8　在 $B=1, k_1=500, k_2=1, k_3=1/500, k_4=1/500, k_5=0.01, k_6=1, v=1$ 的情况下 $e(B,i,r)$ 的值

i \ r	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	0.97	0.49	0.33	0.25	0.20	0.17	0.14	0.12	0.11	0.10
2	3.72	1.93	1.30	0.98	0.79	0.66	0.57	0.50	0.44	0.40
3	7.49	4.09	2.81	2.14	1.73	1.45	1.25	1.10	0.98	0.88
4	10.35	6.28	4.51	3.52	2.88	2.44	2.12	1.87	1.68	1.52
5	10.06	7.18	5.58	4.56	3.86	3.34	2.95	2.64	2.38	2.18
6	7.15	5.97	5.12	4.48	3.98	3.59	3.26	2.99	2.76	2.57
7	4.09	3.78	3.51	3.27	3.07	2.89	2.73	2.58	2.45	2.34
8	2.08	2.01	1.95	1.89	1.84	1.79	1.74	1.69	1.65	1.61
9	0.99	0.98	0.96	0.95	0.94	0.93	0.92	0.91	0.90	0.89
10	0.45	0.45	0.45	0.45	0.44	0.44	0.44	0.44	0.44	0.43
11	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20
12	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09
13	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04
14	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
15	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

因为 $k_1=500, B=1$，故

$$e_R(B) = k_1 B^{1.5} = 500$$

以 $e_R(B)$ 的这个值为需求量，我们对 D 和 v 的每一选择都执行贪婪算法。这一算法在每种情况下的结果如表 10 所示，其中在达到 $e_R(B)$ 之前所选的食物种依被选中的次序排列，一些结论性的数据已包含在表 11. 读者将会看到，如果 v 固定，则活动范围 R_r 和猎

表 9　在 $v=2$ 的情况下表 8 中 $e(B,i,r)$ 的修正值

i \ r	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	1.90	0.97	0.65	0.49	0.40	0.33	0.28	0.25	0.22	0.20
2	6.97	3.72	2.54	1.93	1.55	1.30	1.12	0.98	0.87	0.79
3	12.84	7.49	5.29	4.09	3.33	2.81	2.43	2.14	1.91	1.73
4	15.30	10.35	7.82	6.28	5.25	4.51	3.95	3.52	3.17	2.88
5	12.60	10.06	8.38	7.18	6.27	5.58	5.02	4.56	4.18	3.86
6	7.94	7.15	6.50	5.97	5.51	5.12	4.78	4.48	4.22	3.98
7	4.27	4.09	3.93	3.78	3.64	3.51	3.39	3.27	3.17	3.07
8	2.11	2.08	2.04	2.01	1.98	1.95	1.92	1.89	1.87	1.84
9	0.99	0.99	0.98	0.98	0.97	0.96	0.96	0.95	0.95	0.94
10	0.45	0.45	0.45	0.45	0.45	0.45	0.45	0.45	0.44	0.44
11	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20
12	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09
13	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04
14	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
15	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

物尺度范围 R_i 都随 D 的增加而减小(非增)，我们前面也是这样预言的。例如，对于 $v=1$，活动范围(走过的最大路程)，从 $D=1$ 时的 5 下降到 $C=2$ 时的 3 再下降到 $D=4$ 时的 2. 同时，对于固定的 D 可以预言：当追击者的效率增大(v 增大)时，活动范围增大(非降)，猎物尺度范围减小(非增)。表 11 的数据也支持这一预言。

假定我们在三个不同的日期对某具有给定速度的捕食者进行观察。在每一天，食物尺度都服从均值为 5、标准变差为 0.5 的对数正态分布，第一天的密度为 1，第二天为 2，第三天为 4. 可以算出每天的活动范围 R_r 和猎物尺度范围 R_i，然后再算出活动范围和

表 10　贪婪算法的结果——对于 D 和 v 的几组不同数值，在达到 $e_R(B) = 500$ 之前所选的食物种及其个数(依被选中的次序排列)

$D=1, v=1$											
Item											
(i,r)	(4,1)	(5,2)*	(4,2)	(6,2)	(5,3)	(6,3)	(5,4)	(4,3)	(6,4)	(3,2)	(6,5)**
Number											
$m(i,r)$	1	1	2	1	2	2	3	3	3	1	1
$D=2, v=2$											
(i,r)	(4,1)	(5,1)	(3,1)	(5,2)	(6,1)	(4,2)	(6,2)	(5,3)	(6,3)		
$m(i,r)$	1	1	1	3	1	3	2	5	3		
$D=4, v=1$											
(i,r)	(4,1)	(5,1)	(3,1)	(5,2)	(6,1)	(4,2)	(6,2)				
$m(i,r)$	2	2	2	6	2	7	2				
$D=1, v=2$											
(i,r)	(4,1)	(4,2)	(5,2)	(5,3)	(4,3)	(3,2)	(5,4)	(6,2)	(6,3)	(4,4)	(5,5)
$m(i,r)$	1	2	1	2	3	1	3	1	2	4	3
$D=2, v=2$											
(i,r)	(4,1)	(3,1)	(5,1)	(4,2)	(5,2)	(5,3)	(6,1)	(4,3)	(3,2)	(5,4)	
$m(i,r)$	1	1	1	3	3	5	1	6	3	2	
$D=4, v=2$											
(i,r)	(4,1)	(3,1)	(5,1)	(4,2)	(5,2)	(5,3)					
$m(i,r)$	2	2	2	7	6	6					

*　这处于第二位是因为根据表 7，食物种(5,1)和(3,1)都不出现。

**　这里的总能量产出为 $\sum E(i^2) = 1(4^2) + 1(5^2) + 2(4^2) + \cdots = 507$.

表 11　由贪婪算法结果得到的结论性数据*

	$D=1$	$D=2$	$D=4$
$v=1$			
M_i	4.950	5.000	4.609
SD_i	0.9445	0.8584	0.8913
CV_i	19.08%	17.17%	19.34%
R_i	6	6	6
Range i	[3,6]	[3,6]	[3,6]
M_r	3.050	2.200	1.652
SD_r	0.9987	0.7678	0.4870
CV_r	32.74%	34.90%	29.48%
R_r	5	3	2
Range r	[1,5]	[1,3]	[1,2]
$v=2$			
M_i	4.609	4.346	4.480
SD_i	0.7827	0.7971	0.6532
CV_i	16.98%	18.34%	14.58%
R_i	6	6	5
Range i	[3,6]	[3,6]	[3,5]
M_r	3.261	2.423	2.000
SD_r	1.0962	0.8566	0.7071
CV_r	33.62%	35.35%	35.36%
R_r	5	4	3
Range r	[1,5]	[1,4]	[1,3]

* M_i, SD_i 和 CV_i 表示所取食物种的均值、标准变差和变差系数，R_i 是 i 的最大值，Range i 表示所取食物种的尺度范围。M_r, SD_r, CV_r, R_r 和 Range r 表示走过之路程的类似数据。

猎物尺度范围关于不同观察的均值、标准变差和变差系数。*

* 当然，在实际工作中，三次观察是远远不够的，我们这里只是说明一种方法。

我们在表12对$v=1$和$v=2$列出了这种计算的结果。例如，对于$v=2$，活动范围的观察值R_r，当$D=1$时为5，当$D=2$时为4，当$D=4$时为3. 因此平均活动范围为$(5+4+3)/3=4$.

表12　把表11中的R_i和R_r取作观察值时所得活动范围和猎物尺度范围的均值M、标准变差SD和变差系数CV

活动范围			猎物尺度范围		
M	SD	CV	M	SD	CV
$v=1$					
3.33	1.5275	45.8%	6	0	0%
$v=2$					
4	1	25%	5.67	0.5774	10.2%

在4.4节我们预言过(这一预言在4.5节被阐述得更为明确)，当v增加时，活动范围的变差系数增加，而猎物尺度范围的变差系数减小。但是，表12所表示的刚好相反：活动范围的变差系数从45.8%减小到25%，而猎物尺度范围的变差系数从0%增加到10.2%。

预言与数据相违背，这是有点奇怪的。但该预言毕竟不是来自“现实”的数据，而是来自根据模型假设模拟出来的数据。我们只能下结论说，我们的模型不会作出我们过去认为它会作的预言。下面来看看这是为什么。

在$D=1, v=1$的情况下，所取的最后一个食物种类型为(6, 5). 相应的$e(\mathcal{B}, i, r)$为3.98. 于是临界值e_0为3.98. 其它临界值如表13所示。读者会注意到，若v固定，则e_0随D的增大而增大，这是我们业已预料到的。但是，对于固定的D，不同的v，就有不同的e_0. 读者如回过头来看看4.4节的讨论，就会看到在图11.10那一富有启发性的图解中，对于高效和低效追击者，e_0均处于同一

水平线上。在导出有关活动范围和猎物尺度范围之变差系数的预言时，我们隐含地假定，对于高效追击者和低效追击者，食物量的等量变化也会导致 e_0 的等量变化。实际情况显然不是这样。推理过程中的这一谬误也使我们对 4.4 节所作的大多数预言抱怀疑态度，例如，如果在图 11.10 的两部分中直线 $e=e_0$ 处于不同的高度，则高效追击者的活动范围不一定较大，其猎尺度范围也不一定较小。对于固定量级的效率，活动范围和猎物尺度范围都随 D 的增加而减小这一预言仍然成立，因为它每次只用图 11.10 的一个部分。有趣的是，是计算机模拟才使我们看到了错误。有时，针对很复杂的模型，我们只能完全重复过去的工作来理解其含义。这是对我们推理能力的一个很好的检验方法。

表 13　由贪婪算法导出的临界值

D	1	4	1	2	4
v	1	1	2	2	2
e_0	3.98	5.97	6.27	7.18	8.38

利用这一模拟的结果，明确地说就是表 11 中的那些数据，我们的确了解到模型的几个机理。特别地，读者可以看到，对于固定的 v 和变化的 D，为吃食而走过的平均距离随 D 的增加而减小。对于食物种的平均尺度，当 D 增加时并无类似的论断。固定 D，让 v 变化，则平均猎物尺度随 v 的增加而减小，走过的平均距离随 v 的增加而增加。对于变差系数却没有类似的论断。读者可以想一想，对于纯追击者，有关均值的观察值是不是“合理”的结果；它们在数学上是否可以从我们的模型里推导出来。

练　习

14. 假定 $v=k_1=k_2=k_3=k_4=k_5=k_6=1$，$s=4$. 再设 $B=2$，$i=2$，$r=2$.

(a)计算所有四个模型里的 $E_R(B)$.

(b)计算所有四个模型里的 $E(i)$.

(c)计算所有四个模型里的 TP 和 EP.

(d)计算所有四个模型里的 THS 格 EHS.

15. 采用第四个模型里的假设(表 1). 假定 $v=k_1=k_2=k_3=k_4=k_5=k_6=1$.

(a)如果 $B=1$,试对 $i=1,2,3$ 和 $r=1,2$ 的所有组合计算 $e(B,i,r)$,并在同一坐标系里对每个 r 画出 e 关于 i 的图像。

(b)对 $B=2$ 作同样的练习。

(c)设 $r=1$,在同一坐标系里画出 $B=1$ 时 e 关于 i 的曲线和 $B=2$ 时 e 关于 i 的曲线。

(d)对 $r=2$ 作同样的练习。

16. 如果 v 变成 10,试重复练习 15.

17. 在 2.3 节,我们对活动适度、体重为 81 千克的人计算了 $E_R(B)$,结果为每天 3000 千卡。这里所用的 k_1 取什么值呢?

18. 假定 $N(i,r)$、$e(i)$、$e(B,i,r)$ 如表 14 所示,$E_R(B)=200$.

(a)计算贪婪解中的 $m(i,r)$.

(b)计算 e_0.

(c)计算表 11 定义的 M_i、SD_i、CV_i、R_i、Range i、M_r、SD_r、CV_r、R_r 和 Range r.

表 14

i	r	$N(i,r)$	$E(i)=i^2$	$e(B,i,r)$
2	5	2	4	0.79
3	6	5	9	1.45
4	5	5	16	2.88
7	4	2	49	3.27
9	3	1	81	0.96
2	8	4	4	0.50

19. 设 $E_R(B)=300$,试对表 15 的数据重复练习 18.

表 15

i	r	$N(i,r)$	$E(i)=i^2$	$e(B,i,r)$
8	5	2	64	1.84
7	4	2	49	3.27
8	6	2	64	1.79
3	4	3	9	2.14
4	3	3	16	4.51
6	6	4	36	3.59
10	4	1	100	0.44

20. 试在下列各种情况下计算 $N(r)$、P_i、$N(i,r)$.

(a)$\mu=2,\sigma=0.1,D=1$,

(b)$\mu=10,\sigma=1,D=1$,

(c)$\mu=2,\sigma=0.5,D=10$.

21. 若 D 变成 100，练习 20(a)的答案会怎么变化?

22. 对练习 20 中的每一种情况计算 i_L 和 i_U.

23. 如果在 THS 中用 i^α 代替 i^2，其中 $\alpha>0$，试研究第三个模型。说明存在某个 α，使得对于固定的 r 和 B，e 未必为 i 的递增函数。

24. 假定 W 与 B^3 成比例，而不与 B^2 成比例，就像我们在所有的模型里所假定的一样。如 4.1.1 节所表明的那样，这使 MR 变成了 $\gamma B^{9/4}$.

(a)这使 $E_R(B)$产生什么变化?

(b)这使 $E(i)$产生什么变化?

(e)这使 EP 产生什么变化?

(d)如果 THS 已知，这使 EHS 产生什么变化?

(e)讨论这对第一个模型之预言的影响。

(f)讨论这对第二个模型之预言的影响。

(g)讨论这对第三个模型之预言的影响。

(h)讨论这对第四个模型之预言的影响。

25. 假定 v 不是常数而是依赖于 B，比如设 $v=kB^\gamma$，其中 k、γ 为常数。

(a)这使第一个模型的预言产生什么变化? 您的答案是否依赖于 γ?

(b)这使第二个模型的预言产生什么变化?

(c)这使第三个模型的预言产生什么变化?

(d)这使第四个模型的预言产生什么变化?

26. 问题研究:如令 v 不仅依赖于 B,而且还依赖于 r,试考虑其影响。(让它依赖于 i 是否合理?

27. 考虑 Schoener([36],290 页)的如下断言。"尽管给定距离处的最大猎物并不象较短距离处的最大猎物那么大,但在较远处仍然只有相对较大的猎物才会被选取。"

(a)这一断言是否可根据第四个模型导出的 r 变动时 v 关于 i 的曲线族,并利用临界值 $e=e_0$ 得到。

(b)表 10 和 11 的数据是否支持这一断言。

28. 假定猎物并非坐以就擒,而是以速度 $w<v$ 逃离捕食者。

(a)如果两者在同一直线上行走,那么捕食者要花多长时间来追击猎物并捕猎它呢?

(b)我们模型中的 TP 和 EP 有什么样的变动?

(c)如果 w 与 i、B、r 都无关,则第一个模型里的 $e(B,i,r)$ 会怎么变化?是不是还会作出那个令人失望的预言呢?

(d)第四个模型会怎么样?

(e)如果猎物在直线上某处沿某方向开始行进,而捕食者必须选择一个行进的方向以便"截击"猎物,这时怎么计算 TP?(计算海上相遇地点时要遇到这个问题。参看 Baker[2]中的讨论。)

29. 我们在模型里假定 THS 依赖于被食猎物的尺度。但是,对于与捕食者相比之下很小的猎物,它可以被毫不费力地吃掉,而且吃食时间可能是个常数(Watt[45]). 这表明存在一个依赖于猎物尺度的临界值 i_B,使得 THS 当 $i\leqslant i_B$ 时是常数,而当 $i>i_B$ 时随 $i-i_B$ 的增加而增加。因此,Schoener[36]假定。

$$\mathrm{THS}=\begin{cases}k_7, & \text{当 } i\leqslant i_B\\ k_7+k_8\exp(i-i_B), & \text{当 } i>i_B,\end{cases}\tag{36}$$

其中 k_7 和 k_8 是正常数。(Schoener 也考虑过用幂函数 $\alpha(i-i_B)^\beta$ 代替指数函数的情形,这种做法可能一样有道理,但后来他还是决定不用。)在许多情况下,B/i_B 近似等于 7. 应该指出,如果 THS 由(36)来定义,则它就不是 i 的连续函数,在 $i=i_B$ 处有一跃度。读者只要画出 THS 关于 i 的图像即可验证这一点。

30. 如果 THS 不连续,则 $e(B,i,r)$ 也不连续,而这看来是不合理的。很明显,

Schoener 当初是不想让 THS 或$e(B,i,r)$不连续的。要避开这个问题，只要用 THS 的如下公式：

$$\mathrm{THS}=\begin{cases}k_7, & \text{当 } i\leqslant i_B\\ k_7\exp[k_8(i-i_B)], & \text{当 } i>i_B,\end{cases}\tag{37}$$

请读者用 THS 的这种定义来修正第四个模型，并对$e(B,i,r)$作一些预言。

31. 熟悉计算机（或袖珍计算器）的同学可继续 4.8.3 节的分析，这只要给 D 再取两个值，比如 0.5 和 10，或许还要给 v 再取两个值，比如 4 和 10.

4.9 模型的变种：时能效率

迄今为止我们所考虑的模型都基于这样的假设：动物的优化行为是使每花费一个单位的能量所获得之能量在日能量需求中所占的比例最大，也就是使相对能量效率最高。正如我们前面已经指出的那样，Schoener[36]考虑过一个稍为不同的思想，即动物的优化行为是使单位时间里所获得的净能量在日能量需求中所占的比例最大。这一度量可用第 3 节所谓的相对时能效率

$$e^{t}=\frac{(E_O-E_I)/E_R{}^{*}}{T}$$

* 来计算。下面的练习逐步孕育出 Schoener 的模型，其中的基本假设是表 1 的第 1 到第 4 行和第 6 行。这些假设也是我们上面考虑的四个模型所共有的。

练　　习

32. 在类似于第一个模型的一个模型里，

$$e^{t}(B,i,r)=\frac{[E(i)-\mathrm{EP}]/E_R(B)}{\mathrm{TP}}$$

试计算$e^{t}(B,i,r)$，并象 4.1.5 节对$e(B,i,r)$作讨论那样，对$e^{t}(B,i,r)$也作一番讨论。

33. 像第二个模型那样（4.2 节等式(27)）引入 THS 并计算$e^{t}(B,i,r)$，结果为

---

* 主要差别在于 E_R 将被看成对诸净能量 E_O-E_I 之和的需求量，因此等式(16)中的常数 k_1 将有所不同。

$$e'(B,i,r) = \frac{[E(i) - \mathrm{EP} - \mathrm{EHS}]/E_R(B)}{(\mathrm{TP} + \mathrm{THS})}$$

试像 4.2 节讨论 $e(B,i,r)$那样讨论 $e'(B,i,r)$.

34. 把 THS 修改为第三个模型里的 THS，即取

$$\mathrm{THS} = k_5 i^2 B^{-s},$$

利用上个练习中 $e'(B,i,r)$的公式，象 4.3 节那样讨论这个函数。

35. 把 THS 修改为表 1(第四个模型)中的那个样子，象练习 33 那样计算 $e'(B,i,r)$，并讨论 $e'(B,i,r)$.

36. 利用上节练习 30 中的(37)来修改 THS，由此计算上面练习 33 中的 $e'(B,i,r)$，并讨论 $e'(B,i,r)$的性质。

37. 讨论有可能存在的适用于相对时能效率之最小化问题的贪婪算法。注意，必须达到 E_R 的是 $\sum(E_O - E_I)$.

38. 利用练习 36 的函数 $e'(B,i,r)$以及由 4.8 节的方法产生的食物分布作一些计算机模拟。

5. 纯搜索者

许多捕食者与我们一直在研究的“纯追击者”大不相同。事实上，许多捕食者花大量的时间到处寻找食物，把能量花费在搜寻之中。作为第二类理想化了的捕食者，我们考虑“纯搜索者”，这种捕食者一旦发现猎物，就不需花时间去追击了。它只须决定是不是要把所需的时间和能量用于处置并吃掉该猎物，也就是继续寻找能否得到更好的结果。根据 Schoener 的[36]，鸣禽、戴菊鸟、山雀属鸟、部分晰蜴和许多石龙子科动物都属于这类捕食者。

纯搜索者模型从特征上说与纯追击者模型大不相同。这里关键的问题是不确定因素：即迅速找到一个更好的值得为之付出额外的时间和能量的食物品种之可能性有多大。虽然纯追击者在等候“合适”猎物的到来时可以休息，也可以从事其它活动，但纯搜索者在搜寻过程中却在浪费能量。他必须寻机节约能量。所以与上一节的确定性模型相反，这一节的行为模型要牵涉到偶然的或随

机的因素。

5.1 两种食物类型

有关纯搜索者最简单的模型或许是Emlen[10]的那个模型。我们这里要提出一个模型，它源自Emlen的某些思想，但与他的模型又大不相同。为便于讨论，Emlen的模型假定只有两种类型(尺度)的食物，这与我们以前考虑的复杂模型完全相反，以后我们称这两种类型为第1型和第2型。有一个基本假设还是跟以前一样，这就是吃食偏好或外型特征的进化目的是使每花费一个单位的能量所摄入的(相对)能量之值最大化。

我们设想纯搜索者在一近似于线形长条地带上走动。当发现某特定的食物种时，他或者接受或者抛弃。我们将一个食物种一个食物种地对纯搜索者进行跟踪。

这里的记号与第4节相同。所以设B为纯搜索者的身体尺度。又设$E_R(B)$为其每天的能量需求，$E(i)$为食物种i对捕食者来说的热量值。我们不需要追击时间EP这一项，但需要EHS和THS，即用于处置和吃食的时间和能量。为强调这些因素对食物类型i的依赖性，我们给这两者赋以足标，得到$(EHS)_i$和$(THS)_i$。在这个基本模型里，我们不需要对确定E_R、$E(i)$、EHS和THS的具体方法作任何假定。但在5.2节和这一节的有些练习里，我们要采用表1的假设。

为完成纯搜索者模型，我们得引入用于搜索的能量ES，它当然与用于搜索的时间TS有关。我们先不必具体说明ES与TS有什么样的关系，但一个很自然的假设是$ES=kB^{1.5}TS$，其中k是正常数。为计算TS，我们假定搜索者以常速v'在其领土上行走。这当然与第4节讨论过的追击速度v不一样。在计算TS之前，我们得对食物在捕食者领土上的分布情况作些假设。最简单的假设是食物种在领土上均匀分布，由领土本身，我们认为是个线形长条。

假定食物种分布在这长条上，相互之间的平均距离为 δ. 捕食者总是沿着同一方向（比如从左向右）搜索这一地带。如果他遇到一个食物种，则到下一食物种的期望距离为 δ. 到达下一食物种的时间可由其期望值来估计，这就是

$$\mathrm{TS} = \frac{\delta}{v} \tag{38}$$

最后，我们得对不同食物种的分布情况作一个假设。我们假定群体中类型为 i 的食物种所占的比例为 $\mu_i, i=1,2$，而且各食物种的分布相互独立。于是，如果捕食者刚刚发现一类型为 i 的食物种，则他发现下一食物种具有类型 j 的概率为 μ_j，与 i 无关。（这里 j 可以等于 i.）当然，$\mu_1+\mu_2=1$.

因为只有两类不同的食物种，所以计算每类被食物种的个数（4.7 节中称为 $m(i,r)$）可归结为计算各类食物 i 在被吃食物中所占的比例 ρ_i. 我们要找出 ρ_i 与 μ_i 之间的关系。

5.1.1 *忍耐策略：等候合适类型的食物*

如果一纯搜索者没花时间去搜索就发现一类型为 i 的食物种，则其相对* 能量效率(14)，即每投入一个单位的能量所获得的能量在日能量需求中所占的份额是

$$\frac{E(i)/E_R}{(\mathrm{EHS})_i}$$

我们假定

$$\frac{E(1)/E_R}{(\mathrm{EHS})_1} < \frac{E(2)/E_R}{(\mathrm{EHS})_2}$$

也就是说，第 2 型食物具有更高的能量效率。因此，如果捕食者发现一个第 2 型食物，他肯定会将其吃掉，因为等候第 1 型食物的到来只会使他损失能量。现假定捕食者发现一个第 1 型食物，那么他

---

* 在 5.1 节的各部分，我们只考虑固定的捕食者，比较他对不同食物种的能量效率，但我们同样可以利用绝对能量效率(12). 不过为统一计，我们以后继续用相对效率。

应该把它吃掉还是继续搜索？如果每花费一个单位的能量可期望积累更多的能量，那么继续搜寻还是值得的。假定捕食者并不把时间花在吃掉刚刚发现的食物上，而是继续搜索，刚在发现下一个食物种之前所花的搜索时间 TS 可由(38)来估计，用于搜索的能量可从 TS 计算出来。如果下一个食物种仍属于第 1 型，而且捕食者将其吃掉，则相对能量产出为 $E(1)/E_R$. 由于他把$(\mathrm{EHS})_1$ 个单位的能量用于处置和吃掉食物种，把 ES 个单位的能量用于搜索，所以相对能量效率为

$$A = \frac{E(1)/E_R}{(\mathrm{EHS})_1 + \mathrm{ES}}, \tag{39}$$

它小于

$$B = \frac{E(1)/E_R}{(\mathrm{EHS})_1}, \tag{40}$$

条件是假定在 TS 为正的情况下 ES 也为正。事实上，假如捕食者曾放弃过第 1 型食物种，接着在搜索了一段时间之后又来吃该型食物种，那么他这样做的相对能量效率显然小于吃掉原先遇到的第 1 型食物。因此，我们假定捕食者采用忍耐策略，直到他遇上第 2 型食物种。为讨论方便，再假定 TS 表示捕食者遇到第 2 型食物之前所期望的等待时间。下面我们将看到怎样计算 TS. 用于搜索的能量为 ES，它与 TS 有关。

一般地，只要等到发现第 2 型食物种，捕食者总可得到 $E(2)$ 个单位的能量。他用于处置及吃食的能量有$(\mathrm{EHS})_2$ 个单位，而用于搜索的能量有 ES 个单位，可由 TS 算得，他的相对能量效率可估计为

$$C = \frac{E(2)/E_R}{(\mathrm{EHS})_2 + \mathrm{ES}} \tag{41}$$

这应该与他吃掉原先第 1 型食物种时的相对能量效率，即(40)中的 B 作比较。如果捕食者是能量有效的，则他见到第 1 型食物就

吃的充要条件是他吃第 1 型食物的相对能量效率(等式(40)中的 B)至少有等到发现第 2 型这种行为所估计的相对能量效率((41)中的 C)那么大,也就是说,充要条件是 $B \geqslant C$. 因为我们假定第 2 型食物更有能效,所以他见到该型食物就吃。因此,如果 $B<C$,则他仅吃第 2 型食物;如果 $B \geqslant C$,则他见到什么就吃什么。(因此他吃掉的第 i 型食物所占的比例 ρ_i 近似于群体中的第 i 型食物所占的比例 μ_i.)这一预言是不是合理呢? 答案是否定的。捕食者肯定一方面有较为喜欢的食物,而把某些食物留给其它捕食者,另一方面又有一个品种众多的食谱。(下面我们要提到出现这种情况的理由。)所以我们要对模型加以修正。

在作修正之前,为完整起见,我们先回到空缺的那部分内容,即说明使用忍耐策略的捕食者怎样估计发现第 2 型食物之前的搜索时间。捕食者能期望等多久? 为回答这个问题,我们先问,假如他把第 1 型食物留给其他捕食者,直到他首次发现第 2 型食物,那么他能期望遇上多少食物种? 一开始就发现第 2 型食物种的概率为 μ_2. 先发现一个第 1 型食物再发现第 2 型食物的概率为 $\mu_1\mu_2$. 一般地,他放弃前 $k-1$ 个第 1 型食物再在第 k 次首次遇上第 2 型食物的概率为 $\mu_1^{k-1}\mu_2$. 所以在发现第 2 型食物之前的期望相遇次数为

$$
\begin{aligned}
1\mu_2 + 2\mu_1\mu_2 + 3\mu_1^2\mu_2 + \cdots &= \sum_{k=1}^{\infty} k\mu_1^{k-1}\mu_2 \\
&= \mu \sum_{k=1}^{\infty} k\mu_1^{k-1} \\
&= \frac{\mu_2}{(1-\mu_1)^2} \\
&= \frac{1}{\mu_2},
\end{aligned}
$$

此处我们用了 $\mu_2=1-\mu_1$ 和众所周知的等式

$$\sum_{k=1}^{\infty} kx^{k-1} = \frac{1}{(1-x)^2}$$

在发现第 2 型食物之前的搜索时间可估计为

$$TS = \frac{\delta}{v'\mu_2} \tag{42}$$

如果 μ 很小，那么这个数很大，因而捕食者吃掉第 1 型食物可能更为有利。换言之，较受欢迎之食物的稀有性导致了遇上什么就吃什么的策略。

5.1.2 急躁策略

如果我们要对被食物种的混合情况作出预言，但又不至于导致捕食者见什么吃什么，那么应怎样修正模型呢？我们自然要问，采用“等到第 2 型”策略的捕食者是不是有耐心将这一策略付诸实施？假如经过几次观察还是碰不上第 2 型食物，那么他就有可能失去耐性或饥难忍还是决定选择下一个食物种，而不管它是哪种类型。为考虑这种急躁心理的影响，我们考虑最极端的情形，即如果捕食者放弃了一个第 1 型食物，那么他必然选择下一个食物种，不管它属于哪一型。假定捕食者采用这种策略，那么什么时候放弃第 1 型食物才较为有利呢？如果他的确放弃了一个第 1 型食物又会出现什么情况呢？下次察看时他要么遇上第 1 型食物要么遇上第 2 型食物，前者的概率为 μ_1，后者的概率为 μ_2. 如果遇上第 1 型食物并吃掉它，则其相对能量效率为(39)中的 A. 同样，如果他下一次遇上第 2 型食物并吃掉它，则其相对能量效率为等式(41)中的 C. 注意，这两个等式里的 ES 是一样的，它依赖于搜索时间 TS，也就是到发现下一食物种的时间，它可由(38)来估计。因此，捕食者放弃一个第一型食物并吃掉下一次遇上的食物的相对能量效率可估计为

$$D = \mu_2 A + \mu_2 C \tag{43}$$

要决定是放弃还是接受初次遇上的第 1 型食物，捕食者应把吃掉

它的相对能量效率，即(40)中的 B，与等待下去的相对能量效率估计值，即(43)中的 D 作比较。在优化能量效率的假设下，捕食者放弃第 1 型食物、等候下一个食物的充要条件是 $D>B$. 所以，如果 $B\geqslant D$，则他见什么吃什么，因而他吃掉的第 i 型食物种所占的比例 ρ_i 近似于群体中第 i 型食物所占的比例 μ_i. 但是，如果 $D>B$，则 ρ_i 就与 μ_i 不同。那么 ρ_i 取什么值呢？捕食者刚吃完一食物后，下一次吃第 1 型食物的概率有多大？出现这种情况的充要条件是他接着遇上的两个食物种都属于第 1 型，而这种情况发生的概率为 $\mu_1\mu_1=\mu_1^2$. 所以，他吃掉的第 1 型食物所占的比例为

$$\rho_1 = \mu_1^2$$

他吃掉的第 2 型食物所占的比例为

$$\rho_2 = 1 - \mu_2^2 = 1 - (1 - \mu_2)^2$$

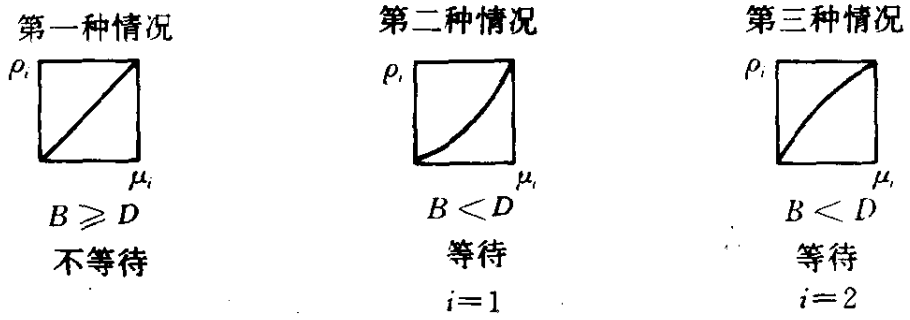


图 11.12

(注意我们的模型假定捕食者不停地吃食。对于仅满足日能量需求的问题，这里不作讨论。)假如我们把观察到的吃第 i 型食物的频率 ρ_i 关于 μ_i 的图像画出来，则模型预言的是，图 11.12 中的一条曲线必然出现。(第一条曲线是 $y=x$ 的图像；第 2 条曲线是 $y=x^2$ 的图像；第三条曲线是 $y=1-(1-x)^2$ 的图像，最后这条曲线是抛物线 $y=-x^2$ 向上移动一个单位再向右移动一个单位所得的图像。)

图 11.13 利用 Ivlev[19]和 Emlen(未出版)从实验中得到的数据画出一些曲线,这些曲线在定性的意义上很象第二种和第三种情况的曲线。

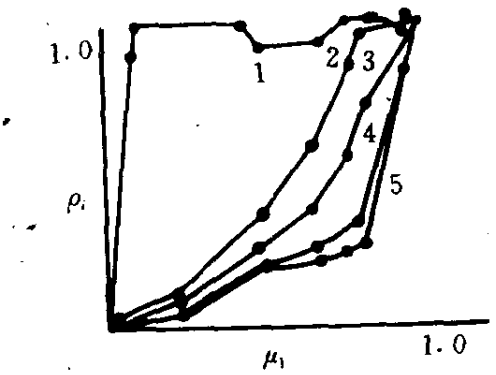


图 11.13 食谱中食物 i 出现的频率 ρ_i 与环境里食物 i 出现的频率 μ_i 之间的关系。摘自 Emlen 的[10].

捕食者	i	可获得的猎物
1)凹尾荔枝螺	腺藤壶	腺藤壶、鳞藤壶
2)鲤鱼	摇蚊科幼虫	摇蚊科幼虫、圆足动物、淡水等足动物、软体动物
3)鲤鱼	圆足动物	
4)鲤鱼	淡水等足动物	
5)鲤鱼	软体动物	

在结束这一节之前,我们可能要问什么时候可望出现第二种情况或第三种情况,什么时候可望出现第一种情况。一种回答是等式(43)中的 D 随 δ 的增加而减小。这是因为 A 和 C 都随 ES 的增加而减小;又很自然地可假定 ES 随 TS 的增大而增大;最后 TS

随 δ 的增大而增大。δ 表示食物种之间的平均距离，从而是食物量的一种度量。当食物量减小时，即当食物变稀少时，δ 增大，D 减小。因此 B 最终要大于 D，进而出现了第 1 种情况，此时捕食者不再挑剔，而是见什么吃什么。研究 δ 取什么样的值才会导致行为的变化，从而对这一预言加以更为精确的检验，这是一项很有趣的工作。

练　习

39. 假定 i 代表尺度，$E(i)$、E_R、EHS 和 THS 由纯追击者的第四个模型给出(表 1)。假定 $\mu_1=\mu_2=1/2$，$v'=1$，$\delta=1$，$B=1$，$k_1=k_2=k_3=k_4=k_5=k_6=1$. 再作类似于第四个模型的假定。

$$\mathrm{ES}=k_9B^{1.5}\mathrm{TS}$$

还假定 $k_9=1$.

(a)计算等式(40)中的 B，并证明它小于

$$\frac{E(2)/E_R}{(\mathrm{EHS})_2}$$

(所以 2 型食物比 1 型食物具有更高能量效率，这与本节论述中所作的假定是一样的。)

(b)在忍耐策略下计算(41)中的 C.

(c)在急躁策略下计算(41)中的 C.

(d)在急躁策略下计算(39)中的 A.

(e)在急躁策略下计算(43)中的 D.

(f)在忍耐策略下计算 ρ_1 和 ρ_2.

(g)在急躁策略下估计 ρ_1 和 ρ_2.

40. (a)若 $\delta=0.1$，试重做练习 39.

(b)若 $\delta=10$，试重做练习 39.

(c)改变 δ 的值有什么影响?

41. (a)若 $\mu_1=0.9$，试重做练习 39.

(b)让 μ_1 增大一般有什么影响?

42. 让 v' 增大一般有什么影响?

43. 假定有三种食物类型，1、2 和 3. 考虑在相对能量效率最大化，且不等式

$$\frac{E(3)/E_R}{(\mathrm{EHS})_3}>\frac{E(2)/E_R}{(\mathrm{EHS})_2}>\frac{E(1)/E_R}{(\mathrm{EHS})_1}$$

成立的假设下会发生什么情况。

(a)如果捕设者采用这样的策略:要么遇上就吃,要么一直搜索到遇上第 3 型食物才吃。这时可作什么预言?

(b)如果捕食者要么遇上就吃,要么一直搜索到遇上更好的食物才吃,那么情况会怎么样?

(c)如果捕食者要么遇上就吃,要么决定吃下一次遇上的食物,那么情况又会怎么样?

44. 在只有两类食物的情况下,如果捕食者要么遇上就吃,要么至多放弃 m 次就吃下次遇上的食物,那么情况会怎么样?

45. 在只有两类食物的情况下,如果不用相对能量效率,而用时能效率(15),试考虑情况会怎么样。

46. 问题研究:在只有两类食物的情况下,如果遇上第 i 型食物后接着又遇上第 j 型食物的概率为 p_{ij},它依赖于 i 和 j,试考虑这时情况会怎么样。或许您可以把结果推广到多于两类食物的情形。

5.2 多种食物类型

我们现在假定有多种食物类型。设类型 i 表示食物种的长度,就象在第 4 节的模型里我们作出的假定一样。这里要继续使用上一节的记号,但我们的分析稍许有点不一样,沿用的是 Schoener 所谓的第 Ⅱ 型捕食者模型。我们假定表达式 $E_R(B)$、$E(i)$、THS 和 EHS 取第四个模型里的值,如表 1 所示。我们还假定

$$\mathrm{ES} = k_9 B^{1.5}\mathrm{TS}, \tag{44}$$

这类似于第 4 节的模型里所用的 EP 和 EHS 表达式。(读者不妨再阅读一下这些表达式的推导过程以明白其理由。)

上一节忽视了的一个因素是纯搜索者得满足其每天的能量需求。我们曾把这种纯搜索者的吃食目的看成是尽可能地能量有效,而对满足其每天的能量需求却不加注意。我们也没考虑下面这种情况,这就是一旦捕食者达到了这些需求量,就有可能停止进食。不过上一节只要作稍许变动还是容易作出这种假定的。如果不考虑搜索时间,则吃掉尺度为 i 的食物的相对能量效率为

$$e(B,i)=\frac{E(i)/E_R(B)}{(\mathrm{EHS})_i} \tag{45}$$

这对应于第 4 节的函数 $e(B,i,r)$. 在表 1 的假设之下，函数 $e(B,i)$ 的性质类似于 4.4 节所述的 $e(B,i,r)$. 特别地，对于固定的 B，$e(B,i)$ 的图像就如图 11.14 一样。

假定我们对捕食者采取的策略作如下限制：找出可接受的食物尺度所成的集合 Δ，某食物种受选当且仅当其尺度属于集合 Δ. 再假定捕食者接受一尺度为 i 的食物种当且仅当 $e(B,i)$ 至少有临界值那么大。在 4.4 节我们看到，临界值对应于与 i 轴平行的一条直线，而这条直线又与 i 的可接受值区间 $[i_1,i_2]$ 相对应，如图 11.15 所示。因此，我们要考虑的集合 Δ 是个数值的区间。

图 11.14

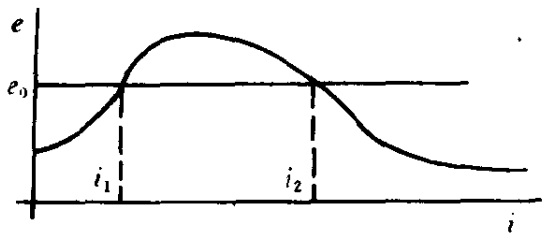


图 11.15

在纯追击者的情形，我们可以针对食物种的分布情况选择一个临界值，使得仅选出高于临界值的食物种即可刚好满足每天的能量需求，同时所选食物种具有最大的能量效率，也就是用于获取每日所需能量而消耗的能量最小。在纯搜索者的情形，选择的方式有所不同。在我们的模型里，即使食物分布固定不变，仍可选择不同的临界值或集合 Δ 使之获得日需求量。然而，对于这些不同的选择，用于获取日需求量的能量有不同的期望值。我们要使所付出的期望能量达到最小，或等价地说，使（整体）能量效率达到最大。最终对准了这一目标是很自然的，因为现在不

是处于纯追击者的情形，而在那种情形里，我们已经说明其策略不一定使整体能量效率最大化。

怎样计量区间 $\Delta=[i_1,i_2]$ 上策略的能量效率呢？这一效率依赖于捕食者的体长 B，还依赖于食物尺度的分布——以后用字母 f 表示这一分布。有了 B、f 和 Δ，我们要计算在满足口需求量之前用于搜索食物种的时间的期望值 $\mathrm{TS}(B,f,\Delta)$、用于处置并吃掉食物种的时间期望值 $\mathrm{THS}(B,f,\Delta)$. 以及这些食物种里得到的能量的期望值 $E(B,f,\Delta)$. 于是，相应于 B,f,Δ 的能量效率为

$$e(B,f,\Delta)=\frac{E(B,f,\Delta)/E_R(B)}{\mathrm{EHS}(B,f,\Delta)+\mathrm{ES}(B,f,\Delta)}, \tag{46}$$

其中 $\mathrm{EHS}(B,f,\Delta)$ 和 $\mathrm{ES}(B,f,\Delta)$ 分别是相应于 $\mathrm{THS}(B,f,\Delta)$ 和 $\mathrm{TS}(B,f,\Delta)$ 的能量投入，且分别等于

$$\mathrm{EHS}(B,f,\Delta)=k_4B^{1.5}\mathrm{THS}(B,f,\Delta) \tag{47}$$

$$\mathrm{ES}((B,f,\Delta))=k_9B^{1.5}\mathrm{TS}(B,f,\Delta). \tag{48}$$

怎样求出所需的 $E(B,f,\Delta)$、$TS(B,f,\Delta)$ 和 $\mathrm{THS}(B,f,\Delta)$ 呢？我们先作这样一些假定：i 只取整数值；尺度为 i 的食物种在群体中所占的比例为 μ_i；食物种沿捕食者搜索的长条服从均匀分布，彼此间平均距离为 δ；最后，分布是独立的，即如果搜索者刚刚遇上尺度为 i 的食物种，那么下一次遇上尺度为 j 的食物种的概率为 μ_j，与 i 的取值无关。所有这些条件就确定了我们称之为 f 的分布。于是从给定食物种中得到的能量期望值为

$$E^{\cap}((B,f,\Delta)=\sum_{i\in\Delta}\mu_ik_2i^2 \tag{49}$$

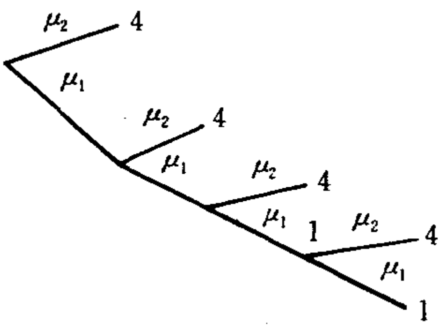
这是因为吃掉尺度为 i 的食物种可得到能量 $E(i)=k_2i^2$；对于尚未吃掉的食物种，可能能量为 0. 因此，在达到能量需求

$$E_R(B)=k_1B^{1.5} \tag{50}$$

之前的尝试次数（相遇次数）可估计为

$$n((B,f,\Delta)=\frac{E_R(B)}{\sum_{i\in\Delta}\mu_ik_2i^2} \tag{51}$$

这只是一个粗略的估计。我们来看看这是为什么。假定 $E_R(B)=4$，$\Delta=[1,2]$，$k_2=1$，$\mu_1=\mu_2=1/2$，而对于其它 j，$\mu_j=0$. 这时图 11.16 的树说明我们怎样才能达到所需的能量。为达到 E_R 而尝试



相遇次数	概率
1	$\mu_2=1/2$
2	$\mu_1\mu_2=1/4$
3	$\mu_1^2\mu_2=1/8$
4	$\mu_1^3\mu_2=1/16$ } $\frac{1}{8}$
4	$\mu_1^4=1/16$

图 11.16

的期望次数为

$$\frac{1}{2}\times 1+\frac{1}{4}\times 2+\frac{1}{8}\times 3+\frac{1}{8}\times 4=\frac{15}{8}.$$

估计值(51)等于

$$n((B,f,\Delta)=\frac{4}{\frac{1}{2}\times 1+(\frac{1}{2}\times 4)}=\frac{8}{5}$$

一般情况下，实际计算尝试的期望次数比较困难，所以我们满足于粗略的估计值(51). 由此，又进一步得到 $E((B,f,\Delta)$ 的估计值 $E_R(B)$，因为 $E(B,f,\Delta)$ 可估计为

$$E(B,f,\Delta)=n(B,f,\Delta)E^O(B,f,\Delta)=E_R(B), \quad (52)$$

其中 $n(B,f,\Delta)$ 由(51)给出，$E(B,f,\Delta)$ 由(49)给出。

用于搜索的时间依赖于搜索速度，而速度已被假定为常数。所以用于搜索下一个食物种的期望时间为 δ/v'，为搜索足够的食物以满足每天的能量需求所付出的时间可估计为

$$\mathrm{TS}(B,f,\Delta) = n(B,f,\Delta)\delta/v'. \tag{53}$$

用于处置并吃掉食物种的时间可估计为

$$\mathrm{THS}(B,f,\Delta) = \sum_{i\in\Delta}\mu_i(\mathrm{THS})_i, \tag{54}$$

原因是当第 i 种食物被处置并吃掉时，所需时间为$(\mathrm{THS})_i$，而在其它情况下所花的时间为 O，由等式(46)直至(53)并利用表 1 中的 THS，我们得到

$$e(B,f,\Delta) = \frac{E_R(B)/E_R(B)}{k_4B^{1.5}\sum_{i\in\Delta}\mu_i(\mathrm{THS})_i + k_9B^{1.5}n(B,f,\Delta)\dfrac{\delta}{v'}}$$

或

$$e(B,f,\Delta) = \frac{1}{k_4B^{1.5}\sum_{i\in\Delta}\mu_i(\mathrm{THS})_i + k_9B^{1.5}\dfrac{k_1B^{1.5}}{\sum_{i\in\Delta}\mu_ik_2i^2}\dfrac{\delta}{v'}}$$

或

$$e(B,f,\Delta) = \frac{1}{k_4k_5B^{-2.5}\sum_{i\in\Delta}\mu_i\exp(k_6i) + \dfrac{k_1k_9B^3\delta}{v'\sum_{i\in\Delta}\mu_ik_2i^2}} \tag{55}$$

尽管表达式(55)看起来非常复杂，但由此作出一些预言还是可能的。举个例子来说，因 $\exp(k_6i)$ 的增加速度比 k_2i^2 快，所以由(55)可知，对于充分大的 i，把 i 添到 Δ 会使 $e(B,f,\Delta)$减小。因此存在一个上界，食物的尺度一旦超过这一上界，吃掉它就变得不合理。

通过计算机，在有关 B、f(从而 δ 和 μ_i)以及常数 k_1、k_2、k_3、k_4、k_5、k_6、k_9、v'的不同假设下，表达式(55)也可用来估计 Δ 取哪一值 Δ_M 才会使 $e(B,f,\Delta)$达到最大。为此我们只要把 $\Delta=[i_1,i_2]$中的 i_2 局限于一个合理的尺度，而要做到这一点，只要把 i_2 取为 B 与一个因子的乘积，比如$(3/2)B$，或者利用 4.8.2 节的对数正态分布。如果假定捕食者选择最优的 Δ_M 策略，那么最优的 Δ_M 就是捕食者所食猎物的尺度的估值，它是体长和食物分布的函数。这些数据可

与实际数据作比较。

表 16 说明了这种方法。我们假定 B 为 4 厘米，并取 i 为从 1 到 5 的整数值。(5 小于 $(3/2)B=6$，但对于与实际数据作比较仍然是有用的。)再假定尺度从 1 到 5 的食物种具有相同的分布、选 $\delta=1, v'=1$、所有的参数 k_1 都为 1. 在表 16 中，标有 Δ 的那一列表示可能的食物种之区间，标有 $e(B,f,\Delta)$ 的那一列表示等式(55)中相对能量效率的估值。注意最大的 $e(B,f,\Delta)$ 为 0.137，对应于 $\Delta=[1,5]$. 该捕食者最能量有效的策略是捕食从 1 厘米到 5 厘米的诸尺度食物种。这看来有点奇怪：这么一个捕食者竟然取吃比自身还大的食物种。为了把这个预言跟实际数据作比较，我们注意到 Ivlev([19]82—90 页，尤其是 87 页，图 21 d，我们已将该图复制为图 11.6)发现有种鱼，尺度约为 4.2 厘米，所处环境的猎物尺度(猎物为淡水幼鱼)服从从 0 大约到 5 厘米的均匀分布，它以各种尺度的猎物为食。这种行为跟我们的预言是一致的。

虽然捕食者按照频率 ρ_i 在其"可接受的"集合 Δ 里选出具有给定尺度的食物种为食。但模型对 ρ_i 却无法作出任何预言。它只预言捕食者会选择什么样的集合 $\Delta=\Delta_M$，ρ_i 的估值或许可由 $e=e(B,f,\Delta)$ 得到。具体地说，我们可用

$$\rho_1=\begin{cases}0, & \text{当 } i\notin\Delta_M \text{ 时}\\ \dfrac{e_i}{\sum\limits_{i\in\Delta}e_i}, & \text{当 } i\in\Delta_M \text{ 时}\end{cases}\qquad(56)$$

在上面那个例子里，所得的 ρ_i 值如表 17 所示。这些值还画在图 11.17 中。读者会注意到，ρ_i 随 i 的增加而增加。按照 Ivlev 的数据，食物种"受选"的频率一直上升到大约 4cm(最大值)，然后再急速下降。所以我们的模拟并没有预测到 Ivlev 所得的曲线(图 11.6). 但只要把参数修改一下即可得到接近于 Ivlev 的预言。例如，我们现在选择的参数过多地强调了大尺度捕食者对于征服大猎物的作用，只要加大对大尺度的"惩罚"——比如增大 EHS 中的

表16　在 $B=4$ 厘米、尺度从1到5的食物种出现的可能性相同、$\delta=1, v'=1$ 且所有的参数都是1的情况下，(55)中 $e(B, f, \Delta)$ 的值。标有 $e'(B, f, \Delta)$ 的那一列表示 k_4 变为50时的 $e(B, f, \Delta)$.

Δ	$e(B, f, \Delta)$	$e'(B, f, \Delta)$
{1}	0.003	0.003
[1,2]	0.016	0.015
[1,3]	0.043	0.031
[1,4]	0.089	0.027
[1,5]	0.137	0.013
{2}	0.012	0.012
[2,3]	0.040	0.030
[2,4]	0.087	0.027
[2,5]	0.136	0.013
{3}	0.028	0.024
[3,4]	0.075	0.028
[3,5]	0.128	0.013
{4}	0.049	0.027
[4,5]	0.110	0.014
{5}	0.073	0.017

系数 k_4——就可使结果得以改观。把 k_4 改为50，就得到表16最后一列所示的 $e'(B, f\Delta)$ 和表18所示的 e_i 和 ρ_i. 现在注意，对于 $\Delta=[1,5]$，ρ_i 单调递增直到 $i=4$，接着再递减。(见图11.18)不幸的是，使 $e'(B, f, \Delta)$ 达到最大的区间 Δ 现在是个相比之下较小的区间[1,3]. 所以我们预言，只有尺度为1、2或3的食物种才会被吃掉。因此利用表18中的 e_i，我们预言捕食者大约有61.5%的时间去吃尺度为3的食物种，大约有30.8%的时间去吃尺度为2的食物种，其余时间去吃尺度为1的食物种。可用计算机或计算器的同

学不妨看一下，调整模型中的其它数据能不能得到这样的预言，即，使$e(B,f,\Delta)$达到最大的Δ是[1,5]，而诸e_i都从1递增到4再递减。我们的模型参数很多，所以我们可以用观察到的数据来确定有些参数的合理数值。一旦确定了这些参数，我们就可以用它们来作另外一些预言。这是建模过程所共有的课题。

表17　(56)中ρ_i依表(16)数据的估值

$\rho_1=0.018$
$\rho_2=0.073$
$\rho_3=0.170$
$\rho_4=0.297$
$\rho_5=0.442$

表18　(56)中ρ_i和$e_i=e'(B,f,\Delta)$依表(16)第三列数据的估值

	如果 $\Delta_M=[1,5]$	如果 $\Delta_M=[2,3]$（事实如此）
$e_1=0.003$	$\rho_1=0.036$	$\rho_1=0.077$
$e_2=0.012$	$\rho_2=0.145$	$\rho_2=0.308$
$e_3=0.024$	$\rho_3=0.289$	$\rho_3=0.615$
$e_4=0.027$	$\rho_4=0.325$	$\rho_4=0$
$e_5=0.017$	$\rho_5=0.205$	$\rho_5=0$

练　习

47. 假定$\mu_1=\mu_3=1/2$，对于其它j，$\mu_j=0$. 再假定$E_R(B)=13$. 所有的参数k_i、δ、v'都为1.

(a)如果$\Delta=[1,3]$，求$E^{Q}(B,f,\Delta)$.

(b)如果$\Delta=[1,3]$，求出$n(B,f,\Delta)$并与为达到$E_R(B)$所需尝试的期望次数作比较。

(c)把(55)所估计的$e(B,f,\Delta)$算为B和Δ的一个函数。

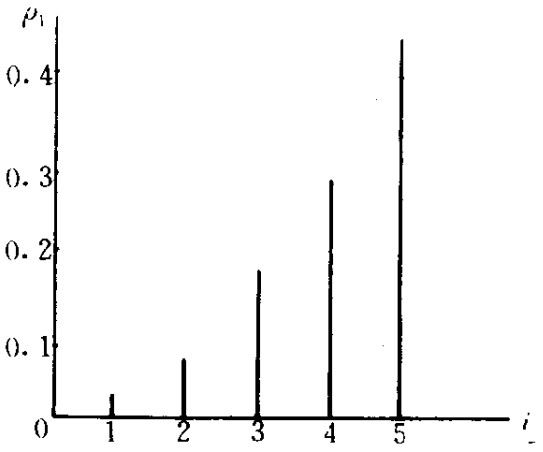


图 11.17　由表 17 得到的 ρ_i 的图像

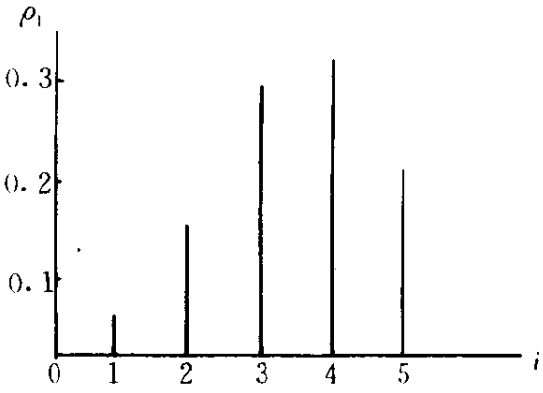


图 11.18　由表 18 第一列得到的 ρ_i 的图像

48. 如果 $\mu_1=\mu_2=\mu_3=1/3$，对于其它 j，$\mu_j=0$，又设 $E_R(B)=13$，所有的参数 k_i、δ、v' 都是 1，重复练习 47.

49. (a)假定只有两种类型的食物种，尺度为 1 和 2，$\mu_1=\mu_2=1/2$，且所有的参数 k_i、δ、v' 都为 1. 请计算(55)的 $e(B,f,\Delta)$.

(b)如果 $B=1$，请计算 Δ_M.

(c)计算机应的 ρ_i.

(d)证明当 B 变化时，Δ_M 也变化。

50. 讨论(55)中各参数的变化会怎样影响 $e(B,f,\Delta)$.

51. Δ_M 的最大元确定了猎物尺度范围 R_i. 假定我们固定 B 和 f，让 v' 变化，你认为这会影响猎物尺度范围吗？为什么？

52. 对于固定的 B 和 v'，假定我们让 μ_i 固定，让 δ 变化。对于不同的 δ，Δ_M 是不同的，猎物尺度范围也不相同。

(a)取 $\mu_1=\mu_2=\mu_3=1/3$，其它 $\mu_j=0$. 再取 $B=v'=1$，试对 $\delta=1$ 和 100 求出 Δ_M 和 R_i.

(b)求出 R_i 的均值、标准变差和变差系数。

53. $e(B,f,\{l\})$表示仅吃第 l 型食物的相对能量效率。

(a)假想我们能精确计算(用(46)的方法)$e(B,f,\Delta)$，那么对于所有的 i、j 和"分布"f，下式是否成立：

$$e(B,i)>e(B,j) \text{ 当且仅当 } e(B,f,\{i\})>e(B,f,\{j\}), \quad (57)$$

(b)如果我们用(55)来估计 $e(B,f,\{l\})$，那么(57)是否仍然成立？

54. (46)或(55)中的函数 $e(B,f,\Delta)$不一定使达到 $e(B,f,\Delta)$之最大值的 Δ 必为区间。例如，利用表 16 最后一列的数据，说明对于(55)中的函数成立下式：

$$e(B,f,\{3,5\})>e(B,f,[3,5])$$

55. 如以相对时能效率取代相对能量效率，试探讨本节的种种含意。

6. 讨　论

我们已对能量有效的捕食者提出几个数学模型。如要摘要地了解这方面的有关工作，请参看 Belovsky 的[4]及 Belovsky 和 Jordan 的[5]中的文献目录。值此讨论模型成就之际，我们要转述一下 Schoener 的论文[36]的内容。既有假设又很复杂的模型(例如我们提出的模型)往往依赖于一系列未经证明的假设，而且还牵涉到一大堆很难测量的参数。有些参数可通过把模型与实际数据相比较而得出估值，继而又可用来作进一步的预言。因为我们对作定性预言最感兴趣，所以预言出许多不同类型的定性行为就不足为怪了。有趣的是我们看到，即使具有这么大的灵活性，要正确预言定性的行为仍是困难重复重。我们尝试定义了建模所需的种种函数，比如 THS，从而填补了生态学的重要缺陷。最后，模型还启发

出既有趣又非显而易见的生态学新假设，这又为将来生态学中的经验研究指明了方向。

参 考 文 献

[1] H. L. Alder and E. B. Roessler, *Introduction to Probability and Statistics*. San Francisco, CA: W. H. Freeman, 1968.

[2] R. Baker, "Five nautical models," this series, volume III, 1982.

[3] E. Batschelet, *Introduction to Mathematics for Life Scientists*. New York: Springer—Verlag, 1971.

[4] G. E. Belovsky, "Diet optimization in a generalist herbivore: The moose," *Theoretical Population Biology* vol. 14, pp. 105—134, 1978.

[5] G. E. Belovsky and P. A. Jordan, "The time—energy budget of a moose," Theoretical Population Biology, vol. 14, pp. 76—104, 1978.

[6] J. T. Bonner, Size and Cycle. Princeton, NJ: princeton Univ. Press, 1965.

[7] H. Brown, *The Challenge of Man's Future*, New York: Viking, 1958.

[8] P. A. Colinvaux, *Introduction to Ecology*. New York: Wiley, 1973.

[9] J. J. Craighead and F. C. Craighead, *Hawks, Owls, and Wildife*. Harrisburg, PA: Stackpole, 1956.

[10] J. M. Emlen, "The role of time and energy in food preference", *Amer. Natur.*, vol. 100, pp. 611—617, 1966.

[11] F. Grande and H. L. Taylor, "Adaptive changes in the heart, vessels, and patterns of control under chronically high loads," in *Handbook of Physiology*, J. Field, Ed., vol, 3. Washington, D. C.: Amer, Physiol, Soc., 1965, section 2, pp. 2615—2677.

[12] F. R. Hainsworth and L. L. Wolf, "Power for hovering fight in relation to boby size in hummingbirds," *Amer. Natur*, vol. 106, pp. 589—596, 1972.

[13] A. M. Hemmingsen, "The relation of standard (basal) energy metabolism to total fresh weight of living organisms," *Rept. Steno Hosp.* (Copenhagen). vol. 4, pp. 7—58, 1950.

[14] ——, "Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution," *Rept. Steno Hosp.*, vol. 9, pp. 7—110, 1960.

[15] A. V. Hill, "The dimensions of animals and their muscular dynamics," *Sci.*

Progress, vol. 150. pp. 209—230, 1950.

[16] B. Hocking," The intrinsic range and speed of flight of insects," *Roy. Entomol. Soc, London Trans*., vol. 104, pp. 223—345, 1953.

[17] C. S. Holing," The functional response of invertebrate predators to prey density," *Entomol. Soc. Can. Mem*., vol. 48, pp. 1—86, 1966.

[18] J. S. Huxley, *Problems of Relative Growth*. London: Methuen, 1932.

[19] V. S. Lvlev, *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes*. New Haven, CT: Yale Univ. Press, 1961.

[20] M. Kleiber," Body size and metabolism," *Hilgardia*: vol. 6, pp. 315—353, 1932.

[21] ——," Dietary deficiencies and energy metabolism," *Nutrition Abstracts and* Reviews, Vol, 15, pp. 207—222, 1945—1946.

[22] ——, *The fire of Life (An Introduction to Animal Energetics)*. New York: Wiley, 1961.

[23] R. C. Lasiewski and W. R. Dawson," A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds," *Condor*, vol. 69, pp. 13—23, 1967.

[24] A. L. Lehninger, *Bioenergetics*. Menlo Park, CA: W. A. Benjamin, 1973.

[25] R. H. MacArthur and R. Levins," Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment," *Nat. Acad. Sci. Proc.*, vol. 51, pp. 1207—1210, 1964.

[26] R. H. MacArthur and E. Pianka," On optimal use of a patchy environment", *Amer, Natur*., vol. 100, pp. 603—609, 1966

[27] H. Marcus — Roberts," A comparison of some deterministic and stochastic models of population," this volume, chapter 3.

[28] G. T. Miller, *Energetics, Kinetics, and Life: An Ecological Approach*. Belmont. CA: Wadsworth. 1971.

[29] E. P. Odum, Ecology. New York: Holt, Rinehart and Winston, 1966.

[30] J. Phillipson, *Ecological Energetics*. New York: St, Martin's, 1966.

[31] K. Reid, Nature's *Network*. London: Aldus Books, 1969.

[32] R. E. Ricklefs, *Ecology*, Newton, MA: Chiron Press, 1973.

[33] F. S. Roberts," Efficiency of energy use in obtaining food, I: Humans," this volume, chapter 10.

[34] R. Rosen, *Optimality Principles in Biology*. London: Butterworths, 1967.

[35] M. I. Rosenzweig. "Community structure in sympatric carnivora," *J. Mammal.*, vol. 47, pp. 602—612. 1966.

[36] T. W. Schoener, "Models of optimal size. for solitary predators." *Amer, Natur.*, vol. 103, pp. 277—313, 1969.

[37] T. W. Schoener and D. H. Janzen, "Some notes on tropical versus temperate insect size patterns," *Amer. Natur.*, vol. 101, pp. 207—224, 1968.

[38] G. G. Simpson, A. Roe, and R. C. Lewontin. *Quantitative Zoology*, rev. ed. New York: Harcourt, Brace, 1960.

[39] J. M. Smith, Mathematical Ideas in Biology, New York: Cambridge Univ. Press, 1968.

[40] G. Teissier, "Relative growth," in *The Physiology of Crustacea*, T. H. Waterman, Ed., vol. 1. New York: Academic Press, 1960, ch. 16.

[41] F. Toth, "What the bees know and what they don't know," *Bull. Amer, Math.* Soc., vol. 17, 1964.

[42] U. N. Food and Agriculture Organization. Provisional Indicative World Planfor Agricultural Development. Rome: U. N. Food and Agriculture Organization. 1970.

[43] E. Voit, "über die Grösse des Energiebedarfs der Tiere in Hungerzustande." Ztschr. Biol., vol. 41, pp. 113—154, 1901.

[44] L. von Bertalanffy, *Theoretische Biologie*, vol. 2, *Stoffwechsel, Wachstum*, 2nd ed. Bern: Francke 1951.

[45] K. E. F. Watt, *Ecology and Resource Management*. New York: McGraw—Hill, 1968.

[46] J. P. Wesley, *Ecophysics: The Application of Physics to Ecology*. Springfield, IL: Charles C. Thomas, 1974.

[47] K. M. Wibur and G. Owen, "Growth," in *Physiology of Mollusca*, K. M. Wibur and C. M. Yonge, Eds., vol. I. New York: Academic Press, 1964, ch. 7.

[48] E. Zeuther, "Gxygen uptake as related to body size in organisms," *Quart. Rev. Biol.*, vol. 28, pp. 1—12, 1953.

教 师 参 考

目的 这是研究能量用于获取食物之效率的两系列章节中的

第二章。第一章研究人的行为。第二章除了有些地方要依赖于第一章第 2 节和第 3 节的部分内容之外，这两章本质上是独立的。

预备知识 这里要用要微分学和积分学，主要是用微分学来帮助画曲线和辨认最大值和最小值。概率论也用到了，但只在 4.8 节以后用到。有些地方还用到统计学里的方法，诸如均值、SD 和正态分布。对于这一章的大部分内容，具有微积分知识就可以读懂了。

时间 详细阅读这一章可能要几个星期的时间。但其中有些内容，比如有关比速增长率的讨论，可插到现有课程用不到一小时的时间讲授。

注 第一章可在离散数学、线性规划或运筹学入门课中试用。第二章的部分内容，尤其是纯追击者模型和有关比速增长率的讨论，适合于在微积分课程中讲授、具备了适当的预备知识，这两章放在一起，或者单单其中任何一章都可以在建模课中讲授。特别是在第二章，我们根据有关行为的信息对以前作出的预言加以检验，尽量说明数学模型的逐步发展情况。我们让每一章都给读者留下“尚未结束”的印象。也就是说，同学们可能会想对所提出的模型加以推广、对其它方法加以研究、如此等等。

如果这两章在建模课中试用，则应注意如下几点：

(1)研究人的能量利用的规范方法或传统方法与研究动物能量利用的描述性方法之间的区别。

(2)纯追击者的确定性模型与纯搜索者的随机模型之间的区别。

(3)用来解决一个问题的大量不同的数学方法。

(4)至少在描述性模型里，应做到经常对模型的预言加以检验，一旦预言不合格，就对它加以修正。

第 12 章

甘蓝蝴蝶卵的空间分布

Daniel L. Solomon *

1. 目　　的

本章的意图是证明概率论的一些基本工具在现实生物环境里是有用的。我们也要指出生物(或其它)现象用数学建模的一个重要特征,即从几组不同的潜在的生物学假设出发,可得出相同的数学模型。所以,即使一个模型与观察到的现象相容,我们也不能下结论说事先假定了的、并且模型以之为基础的生物机制切合实际。

2. 生　物　学

我们要对出现在单个甘蓝植物里的常见甘蓝蝴蝶(称为粉蝶)的卵的分布情况建立一个概率模型。实验数据(Harcourt 的[4]和 Kobayashi 的[5])表明这个数可由负二项分布很好地加以描述。即,每棵植物里卵的个数 H 的概率函数为

* Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC 27650.

$$P(H=h)=\binom{h+k-1}{h}p^k(i-p)^h,$$

$$h=0,1,2,\cdots$$

其中 $k>0$，$0<p<1$ 都是参数。我们不要求 k 是整数，并权且对非整数也用二项系数这个记号，其意思是

$$\binom{h+k-1}{h}\equiv\frac{(h+k-1)!}{h!(k-1)!}\equiv\frac{\Gamma(h+k)}{h!\Gamma(k)}$$

其中 $\Gamma(\alpha)=\int_0^\infty z^{\alpha-1}e^{-z}\mathrm{d}z$ 是 Γ 函数，它对所有的 $\alpha>0$ 都有定义。用分部积分公式可以证明，对于任意的 $\alpha>0$，$\Gamma(\alpha+1)=\alpha\Gamma(\alpha)$，所以，如果 α 是正整数，则重复利用这个等式就得到 $\Gamma(\alpha+1)=\alpha!$. 在这种意义上，Γ 函数是阶乘到非整数的一种推广。不熟悉 Γ 函数的读者可以把参数 k 局限于正整数，这样并没有什么损失。

练　习

1. Bliss 和 Fisher[2]报告了下面由康涅狄格农业实验站的 Philip Garman 博士收集的数据。1951 年 7 月 18 日，有人从某苹果树上随机摘取了 150 片叶子，再数出每片叶子里出现的欧洲成年红母虱的数目。这 150 片叶子按照所出现的虱子的数目分类，结果列在表 1.

   人们猜测负二项分布是个合适的模型，而且分布的参数可估计为 $k=1.0$，$p=0.47$. 请对 $h=0,1,2,\cdots,7$ 计算负二项分布的概率 $P(H=h)$，再对 k、p 的这些数值计算 $P(H\geqslant 8)$. 每个数乘以 150，再把这些由负二项分布模型预言到的频率与实际观察到的频率作比较。能不能说模型与实际数据吻合得很好呢？提示：证明 $P(H=0)=p^k$，且 $p[H=h]=[(h+k-1)/h](1-p)P[H=h-1]$ 对于 $h=1,2,\cdots$ 都成立。由这些公式再递归计算所需的概率。

表 1

每片叶子上的虱子数目 h	具有 h 只虱子的叶子数目
0	70
1	38
2	17
3	10
4	9
5	3
6	2
7	1
8+	0
总数	150

回到甘蓝蝴蝶，我们描述一种不同的数据来满足负二项分布模型。注意对于负二项分布，方差(记为 σ^2) 和均值(记为 μ) 满足 $\sigma^2 = \mu + \mu^2/k$(见练习 2). 所以在甘蓝样本里，样本方差(S^2) 和样本均值也应该满足类似的关系。图 12.1(取自 Harcourt 的[4])表明，从 1957 到 1960 年在安大略省梅里韦尔收集的数据来看，情况的确如此。根据这些数据，参数 k 可估计为 2.82.

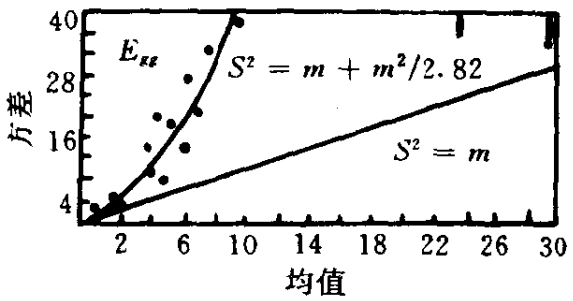


图 12.1 甘蓝上外进甘蓝虫的卵数之方差与均值之间的关系。所画的每一点都基于一个从 64 到 96 棵植物的样本。

标有 $S^2 = m$ 的直线表示 Poisson 概率分布，其方差等于均值，它经常用来描述空间里的随机性。显然，负二项分布与这些数据吻合得更好。正式的统计检验会证实这一从图上看出来的结果。现在我们提出两组生物机制，每一组都与负二项分布模型相容。

3. 生物学假设 I

成年母蝴蝶"随机地"光顾棵棵植物，产下丛丛小卵。由于各植物对母蝴蝶都有同样的吸引力，所以在这个意义上说，环境是同质的。我们也假定每一丛卵的个数服从相同的概率分布，而且某给定丛的卵数与任何别的丛无关，也与卵的丛数无关。特别地，我们作了这样的假定，这就是母蝴蝶不会因为看到已经产下的卵丛数而感到精疲力尽，也不会因此而受到其它影响。

数学模型 I

我们把"随机地"解释为出现在每棵甘蓝上的卵丛数可足以由 Poisson 分布加以描述。作这种选择的合理性可以这样来说明：植物可看成是大量潜在的卵丛点的集合。假定每个点是否有卵丛存在与任何别的点无关。再假定某点确有卵丛存在的概率很小，而且不同点的这种概率都相同。这样，植物上的卵丛数服从二项分布。因此，是否用卵丛填入某点可用相当于抛一斜偏硬币的机制来作出决定，这就是"随机地"的意思。现在可以证明（用概率生成函数最容易），具有大量"试验"（点）的二项分布，只要"成功"（含有一卵丛）的概率很小，就可用 Poisson 分布高度逼近。

植物群的同质性是指 Poisson 分布的参数 $\lambda > 0$ 对于每棵植物都相同。用符号来表示就是

$$P[N = n] = \frac{e^{-\lambda}\lambda^n}{n!}, n = 0, 1, 2, \cdots$$

如果假定诸卵丛的卵数 X 服从对数分布，则 X 的概率函数为

$$P[X=x]=-\frac{1}{\ln p}\frac{(1-p)^x}{x},x=1,2\cdots,$$

其中 p 是参数，$0<p<1$. 请注意一个卵丛至少含有一个卵。选择这种分布的原因可在 Fisher 等人的论文[3]中找到。

设 H 表示每棵甘蓝植物里的卵数，由独立性假设知道，H 是随机个数目(N)的独立随机变量的和，即 $H=X_1+X_2+\cdots+X_N$，其中 $X_1,X_2,\cdots$是一列独立的随机变量，每一个都服从对数分布且与随机变量 N 相独立。

我们来计算 H 的概率生成函数(PGF)，以证明它服从负二项分布。回忆一下，取值为 0,1,2,… 的离散随机变量 H 的 PGF 定义为

$$\varphi_H(t)\equiv E(t^H),|t|\leqslant 1.$$

其中 $H=X_1+X_2+\cdots+X_N$. 由 PGF 及条件期望的性质可以证明

$$\varphi_H(t)=\varphi_N(\varphi_X(t)).$$

为了能用上这个结果，我们先推导对数分布的 PGFφ_X.

$$\begin{aligned}\varphi_X(t)\equiv E(t^X)&=\sum_{x=1}^{\infty}t^x p[X=x]\\&=-\frac{1}{\ln P}\sum_{x=1}^{\infty}t^x\frac{(1-p)^x}{x}\\&=-\frac{1}{\ln P}\sum_{x=1}^{\infty}\frac{[t(1-p)^x]}{x}\\&=\frac{1}{\ln\rho}\ln[1-t(1-p)],\text{对于 }|t(1-p)|<1,\end{aligned}$$

其中最后一个等式从自然对数的级数展开式得到。另外，由于 N 服从参数为 λ 的 Poission 分布，故其 PGF(对于所有的实数 s)为

$$\varphi_N(s)=e^{\lambda(s-1)}$$

所以

$$\varphi_H(t) = \varphi_N(\varphi_X(t)) = e^{\lambda(\varphi_x(t)-1)}$$
$$= \exp\left\{\lambda\left[\frac{\ln[1-t(1-p)}{\ln p} - 1\right]\right\}, \text{对于 } |t(1-p)| < 1$$

以 $k = -\lambda/\ln p (>0)$ 代入，我们得到

$$\varphi_H(t) = \exp\{-k\ln[1-t(1-p)] + k\ln p\}$$
$$= \exp\{\ln[1-t(1-p)]^{-k}\} \cdot \exp\{\ln p^k\}$$
$$= [1-t(1-p)]^{-k}p^k$$
$$= \left[\frac{P}{1-t(1-p)}\right]^k, \text{对于 } |t(1-p)| < 1.$$

但这是服从参数为 k 和 p 的负二项分布之随机变量的 PGF. 根据 PGF 的唯一性定理，H 必具有概率生成函数

$$P[H=h] = \binom{h+k-1}{h} p^k(1-p)^h, h = 0,1,2\cdots.$$

练　　习

2. 利用概率生成函数来计算 H 的均值(μ)和方差(σ^2)，并证明先前提出的关系式 $\sigma^2 = \mu + \mu^2/k$ 的确成立。

现在我们来描述一组与前面既不相同又互相矛盾的生物假设。针对 H，我们证明由这组假设同样可得到上面的分布。

4. 生物学假设 Ⅱ

与第一个模型里的假设相反，我们假定卵并非逐丛产出，而是在空间随机地分布于甘蓝植物上。此外，与第一个模型不一样，假定并非所有的植物对母蝴蝶都具有相同的吸引力，而是因尺度、条件和位置(例如，是处于场地的边界还是内部？是对着太阳还是背着太阳？)的不同而不同，所以卵的平均数目按照一定的概率规律因棵而异。

数学模型 Ⅱ

我们把上述假设解释如下：对于某给定的植物，卵的数目 H 服从均值为 λ 的条件 Poisson 分布，其中 λ 是该植物所特有的。与第一个模型一样，我们会想到 Poisson 假设，但这里针对的是卵，不是卵丛。λ 的值在整个植物群体里变化，我们假定其概率分布可用 Γ 函数来表示。于是，对于给定的 λ，条件概率函数为

$$P[H=h|\lambda]=\frac{e^{-\lambda}\lambda^h}{h!},h=0,1,2,\cdots,\lambda>0,$$

此处 λ 的概率密度函数已取为

$$f(\lambda)=\frac{\mu^k}{\Gamma(k)}\lambda^{k-1}e^{-\lambda\mu},\lambda>0,$$

其中 $\lambda>0,k>0$ 都是参数。我们说，只要让 μ 和 k 变化，就可产生一类为数繁多的分布，从中可以找出一个分布来描述 λ 在植物群体里的变化情况。注意 H 是离散随机变量，λ 是连续随机变量。我们要找的 H 的边际概率函数是(其中 $h=0,1,2,\cdots$)

$$\begin{aligned}P[H=h]&=\int_0^\infty P[H=h|\lambda]f(\lambda)\mathrm{d}\lambda\\&=\int_0^\infty\frac{e^{-\lambda}\lambda^h}{h!}\frac{\mu^k}{\Gamma(k)}\lambda^{k-1}e^{-\lambda m}\mathrm{d}\lambda\\&=\frac{\mu^k}{h!\Gamma(k)}\int_0^\infty\lambda^{h+k-1}e^{-\lambda(\mu+1)}\mathrm{d}\lambda.\end{aligned}$$

练　　习

3. 验证下面的等式：

$$=\frac{\mu^k}{h!\Gamma(k)}\frac{\Gamma(h+k)}{(\mu+1)^{h+k}}$$

$$\frac{\mu^k}{h!(k-1)!}\frac{(h+k-1)!}{(\mu+1)^{h+k}}.$$

这里我们再次使用记号 $\Gamma(k)=(k-1)!$ 即使 k 不是整数也如此。继续验证。

$$= \binom{h+k-1}{h} \left(\frac{\mu}{\mu+1}\right)^k \left(1-\frac{\mu}{\mu+1}\right)^h$$

$$= \binom{h+k-1}{h} p^k (1-p)^h$$

其中我们记 $0<p\equiv\mu/(\mu+1)<1$.

因此，与模型 I 一样，H 服从参数为 k 和 p 的负二项分布。当然，两个模型里的参数有不同的解释。我们断言，即使从每棵植物上观察到的卵数与负二项分布高度吻合，要判断这两种机制那一种是正确的（当然，有可能两种机制都不正确）仍需要更多的信息。我们强调，两个模型基于的生物假设不仅不相同，而且实际上还互相矛盾。然而，在缺乏其它信息的情况下，我们仍可以作一些预言，比如针对每棵植物上卵的平均数（$E(H)=k(1-p)p$），进而预测未来蝴蝶群体的规模。这种预言对于控制决策可能具有一定的意义，因而可能带来巨大的经济效益。

针对好奇的读者，我们再作点注解。对于这种特定的群体，有人已在网房里作实验，观察母蝴蝶的行为细节。结果发现，处于周界和离光源较近的植物较为有利，但在均匀光线的情况下，蝴蝶随机地（服从 Poisson 分布）光顾处于内部的植物。他们对模型 I 中的独立性假设也作了检验，发现这一假设还是站得住脚的。因此，目前都认为模型 I 最恰到好处地描述了生物机制，有关的细节请看 Kobayashi 的[5].

还可以提出大量其它类型貌似有理的假设，其中有些可导出负二项分布。这里只简要地再描述一个，而把其中的数学细节留给读者。

5. 生物学假设 Ⅲ

每棵甘蓝植物都有 k 个可供产卵的“场所”。母蝴蝶数目繁多，

使得每棵甘蓝上的每个场所都有蝴蝶光顾，而且母蝴蝶在每个场所都产下一定数量(可能是0)的卵。另外，每个场所恰好只被光顾一次。

繁殖机制是这样的：有时要产下“次品”卵。这种情况出现的概率为 p，它与先前产下的卵数无关。位于一给定场所的母蝴蝶一个一个地产卵，直到产下次品卵为止。

数学模型Ⅲ

用 Y_i 表示产在第 i 个场所的非次品卵数。那么 $Y_1, Y_2, \cdots, Y_k$ 是独立的随机变量，具有相同的概率函数，而且每棵甘蓝上的非次品卵数为 $H=Y_1+Y_2+\cdots+Y_k$.

练　习

4. 推导 $Y_1, Y_2, \cdots, Y_k$ 公共的概率函数及其概率生成函数。由此再导出 H 的概率生成函数，进而导出 H 的概率函数。再把这些结果与模型Ⅰ和Ⅱ作比较。

6. 作进一步研究的若干建议

对于最终会导出负二项分布的生物群体尺度，还有几种建立数学模型的方法。我们所考虑的模型都是空间型的，描述的是每单位区域(例如每棵甘蓝植物)上的个体数目。其它模型均属于时间型的，允许有出生、死亡和移栖之类的现象，所描述的是过程开始之后在某给定时刻的个体数。所需的数学技巧比这里要稍微高深一点，对这方面有兴趣的读者可参考 Bailey 的[1]，那里有概率论中这一邻域(称为随机过程)的入门性介绍。我们注意到，至少存在三种过程，虽然它们都不易于用到甘蓝蝴蝶的生物学上来，但都导出 $H(t)$ 服从负二项分布，其中 $H(t)$ 是在时刻 t 出现的个体数。

(1)“纯出生过程”(Bailey[1],84—87 页)。假定有 k 个独立繁殖的个体,每一个体在小时间间隔 $(t,t+\Delta t)$ 里产出一个后代(或分成两个新个体)的概率近似于 $\lambda\Delta t$,记这 k 个个体在时刻 t 的后代总数为 $H(t)$. 再假定新的后代按照同样的繁殖行为进行繁殖,那么 $H(t)$ 服从参数为 k 和 $p\equiv p(t)=e^{-\lambda t}$ 的负二项分布。

(2)“Polya 过程”(Bailey[1],107—116 页)。如果允许如下所述的随机移栖和随机生产出现,则所得过程就称为 *Polya* 过程。具体地说,假定移入个体在小时间间隔 $(t,t+\Delta t)$ 内到达的概率近似于 $\lambda(1+\lambda\mu t)^{-1}\Delta t$,假定现存个体在这个间隔里产出后代的概率为 $\lambda\mu(1+\lambda\mu t)^{-1}\Delta t$,再假定诸个体的生产和移栖都是独立的,那么在时刻 t 出现的个体数服从参数为 $k=1/\mu$ 和 $p=p(t)=(1+\lambda\mu t)^{-1}$ 的负二项分布。注意我们开始时没有个体,而且假定环境在不断降级,致使移栖和生产的概率都随时间的流逝而降低。

(3)“线性生产、死亡和移栖过程”(Bailey[1],99—101 页)。假定群体从个体数为零开始,在小时间间隔 $(t,t+\Delta t)$ 里,移入个体到达的概率、现存个体产出一个后代的概率以及现存个体死亡的概率分别接近于 $v\Delta t$、$\lambda\Delta t$ 和 $\mu\Delta t$,那么在时刻 t 出现的个体数 $H(t)$ 服从参数为 $k=v/\lambda$ 和 $p\equiv p(t)=(\lambda-\mu)/(\lambda e^{(\lambda-\mu)t}-\mu)$ 的负二项分布。

附录:概率生成函数

我们假定读者已经熟悉离散和连续随机变量的基本性质、其联合分布、条件概率(密度)函数和期望。这里的记号是自成体系的。我们引入一组工具,它们对于计算分布的各阶矩、对于求随机变量之函数的分布都很有用。

定义 设 X 为离散随机变量,取值为 $0,1,2,3,\cdots$,概率函数为 $f_X(x)=p[X=x]$. 对于实数 t,设

$$\Phi_X(t) = Et^X.$$

那么(假如期望对于$|t|\leqslant 1$都是存在的)Φ_X称为X的概率生成函数(PGF),也称为X的阶乘矩生成函数。

注意,一种相对应的理论,即矩生成函数理论,既适合于离散随机变量,又适合于连续随机变量。大多数具有同等水平的概率论教科书都研究这一理论。

记

$$\Phi_X(t) = Et^X = \sum_{x=0}^{\infty} t^x f_X(x)$$

$$= f_X(0) + tf_X(1) + t^2 f_X(2) + \cdots + t^k f_X(k) + \cdots$$

我们看到$\Phi_X(0)=f_X(0)=P[X=0]$,而$\Phi_X(1)=1$. 由于

$$\frac{\partial}{\partial t}\Phi_X(t) \equiv \Phi'_X(t) = f_X(1) + 2tf_X(2) + 3t^2 f_X(3)$$

$$+ \cdots + kt^{k-1} f_X(k) + \cdots$$

所以$\Phi'_X(0)=f_X(1)=P[X=1]$,且

$$\Phi'_X(1) = 1f_X(1) + 2f_X(2) + 3f_X(3) + \cdots + kf_X(k) + \cdots$$

$$= \sum_{x=0}^{\infty} xf_X(x) = EX.$$

同样,由于

$$\Phi'_X(t) = 2 \cdot 1f_X(2) + 3 \cdot 2tf_X(3) + 4 \cdot 3t^2 f_X(4) + \cdots$$

$$+ k(k-1)t^{t-1} f_X(k) + \cdots,$$

所以$\Phi''_X(0)=2f_X(2)=2P[X=2]$、$\Phi''_X(1)=EX(X-1)$. 再重复求导数,我们看到对于$k=1,2,\cdots,\Phi_X(t)$关于$t$的$k$阶导数有如下的性质:

定理 $A1$　如果X是离散随机变量,其概率生成函数为$\Phi_X(t)$,则对于$k=1,2,\cdots$

$$\left|\frac{\Phi_X^k(t)}{k!}\right|_{t=0} = P[X=k],$$

且

$$\Phi_X^{(k)}(t)|_{t=1} = E[X(X-1)(X-2)\cdots(X-k+1)].$$

因此，Φ_X 生成了概率和各阶乘矩。($E(X(X-1)(X-2)\cdots(X-k+1)$称为 X 的第 k 个阶乘矩。)

例 A1 设 X 服从二项分布(n,p)，则 X 的PGF 为

$$\begin{aligned}\Phi_X(t) = Et^X &= \sum_{x=0}^{\infty} t^x \binom{n}{x} p^x (1-p)^{n-1} \\ &= \sum_{x=0}^{\infty} \binom{n}{x} (tp)^x (1-p)^{n-x} \\ &= (1-p+tp)^n,\end{aligned}$$

最后一个等式由二项式定理得到。注意到

$$\Phi_X(0) = (1-p)^n = P[X=0]$$
$$\Phi_X(1) = (1-p+p)^n = 1.$$

其次，$\Phi'_X(t) = np(1-p+pt)^{n-1}$，所以

$$\Phi'_X(0) = np(1-p)^{n-1} = P[X=1]$$
$$\Phi'_X(1) = np = EX.$$

最后，$\Phi''_X(t) = n(n-1)p^2(1-p+pt)^{n-2}$，故

$$\Phi''_X(0) = n(n-1)p^2(1-p)^{p-2} = 2!P[X=2]$$
$$\Phi''_X(1) = n(n-1)p^2 = EX(x-1).$$

所以

$$\begin{aligned}\mathrm{var}(X) &= E(X^2) - (EX)^2 \\ &= EX(X-1) + EX - (EX)^2 \\ &= n(n-1)p^2 + np - (np)^2 \\ &= np(1-p). \quad \bullet\end{aligned}$$

通过类似的计算可以证明

$$\Phi_X^{(k)}(0) = k!\binom{n}{x} p^k (1-p)^{n-k}$$

$$\Phi_x^{(k)}(1) = k!\binom{n}{x}p^k, k = 1,2,\cdots,n.$$

练　　习

A1. 设随机变量 Y 服从参数为 λ 的 Poisson 分布，求它的概率生成函数。利用定理 A1 求出 Y 的第 k 阶矩。

定理 A2　设 X 是随机变量，其中 PGF 为 Φ_X. 又设 a,b 为实数，定义随机变量 $Y=aX+b$，则 Y 的 PGF 为 $\Phi_Y(t)=t^b\Phi_X(t^a)$.

证明　$\Phi_Y(t)=E(t^{aX+b})=E(t^{aX}t^b)=t^bE[(t^a)^X]=t^b\Phi_X(t^a)$. □

定理 A3　设 X 和 Y 是两个相互独立的随机变量，其中 PGF 分别为 Φ_X 和 Φ_Y，则其和的 PGF 为 $\Phi_{X+Y}(t)=\Phi_X(t)\Phi_Y(t)$.

练　　习

A2. 证明定理 A3.

推论　设 $X_1,X_2,\cdots,X_k$ 是独立的随机变量，其 PGF 分别为 $\Phi_1,\Phi_2,\cdots,\Phi_n$，则和 $S=X_1+X_2+\cdots+X_n$ 的 PGF 为 $\Phi_S(t)=\prod_{i=1}^{n}\Phi_i(t)$.

练　　习

A3. 证明 X_i 的公共 PGF 为 $\Phi(t)=\frac{p}{1-t(1-p)}$，其中 $|t(1-p)|<1$.

令 $Z=X_1+X_2+\cdots+X_k$，则 Z 的 PGF 为

$$\Phi^Z(t) = \prod_{i=1}^{k}\Phi x_i(t) = [\Phi(t)]^k = \left[\frac{p}{1-t(1-p)}\right]^k.$$

由 PGF 表或直接计算可以证明，这是参数为 k 和 p 的负二项分布随机变量的 PGF. 我们能不能得出结论说 Z 服从这个分布呢？是

的，但要证明这件事，我们需要“唯一性定理”，它说的是 PGF 与概率函数之间存在一一对应。下面就是这么一个定理。

定理 *A4*　设 X 和 Y 是随机变量，取值为 $0,1,2,\cdots$，其 PGF 分别为 Φ_X 和 Φ_Y. 如果对所有的 $|t|\leqslant 1$，有 $\Phi_X(t)=\Phi_Y(t)$，则相应的概率函数相同，即 $P[X=k]=P[Y=k]$，$k=0,1,2,\cdots$.

证明　证明要求对幂级数展开比较熟悉，可由这种级数的唯一性定理直接得到。 □

定理 *A5*　设 $X_1,X_2,\cdots$ 是一列独立同分布的随机变量，其公共的 *PGF* 为 $\Phi_X(t)$，又设 N 为一取正整数值的随机变量，它与 X_i 互相独立，其 PGF 为 $\Phi_N(t)$. 则随机和 $Z=X_1+X_2+\cdots+X_N$ 的 PGF 为 $\Phi_Z(t)=\Phi_N(\Phi_X(t))$.

证明　根据条件期望的性质，我们有

$$\Phi_Z(t) = Et^Z = E[E\{t^{X_1+X_2+\cdots+X_N}|N\}].$$

再由 N 与 X_i 的独立性，

$$= E[E(t^{X_1}|N)E(t^{X_2}|N)\cdots E(t^{X_N}|N)]$$
$$= E[E(t^{X_1})E(t^{X_2})\cdots E(t^{X_N})].$$

由于诸 X_i 独立同分布，其 PGF 为 Φ_X，故

$$= E[\Phi_X(t)\cdot\Phi_X(t)\cdots\Phi_X(t)]$$

根据 N 的 PGF 的定义，并在 $\Phi_X(t)$ 处取值，得

$$= E[\Phi_X(t)]^N$$
$$= \Phi_N(\Phi_X(t))$$

练　习

A4. 假定产在溪底单位区域上的鱼卵数 N 服从参数为 λ 的 Poisson 分布。再假定所产之卵以概率 p 独立地孵化。定义一列独立同分布的随机变量 $X_1,X_2,\cdots$，其中 $P(X_i=1)=1-P(X_i=0)=p$. 那么溪底每单位区域上出现的孵化总次数是随机和 $Z=X_1+X_2+\cdots+X_N$. 利用定理 *A5* 和定理 *A4* 导出 Z 的 PGF，并求出它的概率函数。

最后我们不加证明地叙述一个定理，再举一个例子说明它的应用。

定理 A6(连续性定理) 设 $X_1, X_2, \cdots$ 为一列随机变量，取值为 $0,1,2,\cdots$，其 PGF 分别为 $\Phi_{X_1}, \Phi_{X_2}, \cdots$，概率函数分别为 f_{X_1}，$f_{X_1}, \cdots$. 又设 X 是一随机变量，其中 PGF 为 Φ_X，概率函数为 f_X，则 $\lim\limits_{n-\infty} f_{X_n}(x)=f_X(x)$ 对所有的 $x=0,1,2,\cdots$ 都成立当且仅当对一切 $|t|\leqslant 1$，

$$\lim_{n\to\infty}\Phi_{X_n}t = \Phi_X(t).$$

例 A3. 对每个正整数 $n=1,2,\cdots$，设 X_n 服从参数为 n 和 p 的二项分布，则由例 A1，X_n 的 PGF 为 $\Phi_{X_n}(t)=(q+pt)^n$，其中 $q=1-p$. 我们记 $\lambda=EX_n=np$，并问当 $n\to\infty$，$p\to 0$，且 λ 保持为常数时，X_n 的极限分布是什么。事实上，

$$\Phi_{X_n}(t) = (q+pt)^n = \left(1-\frac{\lambda}{n}+\frac{\lambda}{n}t\right)^n = \left(1+\frac{\lambda(t-1)}{n}\right)^n,$$

由此得

$$\lim_{n\to\infty}\Phi_{X_n}(t) = \lim_{n\to\infty}\left(1+\frac{\lambda(t-1)}{n}\right)^n = e^{\lambda(t-1)}.$$

这是某随机变量的 PGF，它服从参数为 λ 的 Poisson 分布。因而由连续性定理我们得到，

$$\lim_{n\to\infty}\binom{n}{x}p^x q^{n-x} = \frac{e^{-\lambda}\lambda^x}{x!}, \qquad x=0,1,2\cdots.$$

这里取极限的条件是 $\lambda=np$ 固定不变。因此，对于大 n 和小 p，我们可以用 $\dfrac{e^{-np}(np)^x}{x!}$ 来近似 $\binom{n}{x}p^x(1-p)^{n-x}$.

练　习

A5. 对于大 k 和小 $q=1-p$，求出负二项分布的近似值。换言之，假定 X_k 服从负二项分布，其 PGF 为 $\Phi_{X_k}(t)=[p/(1-qt)]^k$. 记 $\lambda=kq$，并在 $\Phi_X(t)$ 中用 λ 代替 p 和 q，然后取 $k\to+\infty$ 时的极限，并象例 A3 一样地利用连续性定理。

解　答

1. $P(H=h)=\dfrac{\Gamma(h+k)}{h!\Gamma(k)}p^k(1-p)^h$,

$$=\frac{(h+k-1)\Gamma(h+k-1)}{h(h-1)!\Gamma(k)}p^k(1-p)^{h-1}(1-p),h=1,2,\cdots$$

$$=\frac{(h+k-1)}{h}(1-p)\frac{\Gamma(h-1+k)}{(h-1)!\Gamma(k)}p^k(1-p)^{h-1}$$

$$=\frac{(h+k-1)}{h}(1-p)p(H=h-1).h=0,1,2\cdots$$

又 $P(H=0)=p^k$，所以这些概率可递归地进行计算。对于 $p=0.47$，$k=1$，我们有 $P(H=0)=0.47$，于是 $150P(H=0)=70.50$.

另外，对于 $h=1,2,\cdots$，有 $P(H=h)=[(h+1-1)/h](1-0.47)P(H=h-1)=0.53P(H=h-1)$. 即，$P(H=1)=0.53P(H=0)=(0.53)(0.47)$，$P(H=2)=(0.53)^2(0.47)$，如此等等。每一概率乘以 150 就得到所预测的频率，列表如下。显然，这与观察到的数据高度吻合。如果用 k 和 p 的其它估计值，这种吻合程度尚可略加改善。

h	观察到的频率	预测到的频率
0	70	70.50
1	38	37.37
2	17	19.80
3	10	10.50
4	9	5.56
5	3	2.95
6	2	1.56
7	1	0.83
8+	0	0.93
总数	150	150,000

2. $\Phi_H(t)=\left[\dfrac{p}{1-t(1-p)}\right]^k$.

$$\Phi'_H(t)=k\left[\frac{p}{1-t(1-p)}\right]^{k-1}\frac{p(1-p)}{[1-t(1-p)]^2}$$

$$=\frac{k(1-p)}{p}\left[\frac{p}{1-t(1-p)}\right]^{k+1}.$$

$$\mu\equiv EH=\Phi'_H(1)=\frac{k(1-p)}{p}.$$

$$\Phi''_H(t) = \frac{k(1-p)(k+1)}{p}\left[\frac{p}{1-t(1-p)}\right]^k \frac{p(1-p)}{[1-t(1-p)]^2}$$
$$= \frac{k(k+1)(1-p)^2}{p^2}\left[\frac{p}{1-t(1-p)}\right]^{k+2}$$

$$EH^2 - EH = EH(H-1) = \Phi''_H(1) = \frac{k(k+1)(1-p)^2}{p^2}$$

$$\sigma^2 \equiv \mathrm{var}H = EH^2 - (EH)^2$$
$$= EH(H-1) + EH - (EH)^2$$
$$= \frac{k(k+1)(1-p)^2}{p^2} + \frac{k(1-p)}{p} - \left[\frac{k(1-p)}{p}\right]^2$$
$$= \frac{k(1-p)^2}{p^2} + \frac{k(1-p)}{p}$$
$$= \mu^2/k + \mu.$$

3. 至少有两种方法可用于估计积分 $\int_0^\infty \lambda^{h+k-1}e^{-\lambda(\mu+1)}d\lambda$ 的值。首先，该积分(除了一个常数因子之外)是参数为 $\mu+1$ 和 $h+k$ 的 Γ 分布的密度函数，添上常数因子是为了让密度函数的积分为 1，所以常数应取为 $(\mu+1)^{h+k}/\Gamma(h+k)$，因此其倒数刚好就是所求积分的值。另一种推导方法是通过变量代换 $z=\lambda(\mu+1)$，$d\lambda = dz/(\mu+1)$ 得到。

4. 所给生物假设表明产卵过程是作为一列独立(Bernouli)试验来进行的，每次试验产出次品卵("成功")的概率为 $p(0<p<1)$. 因此，如果 Y 是产在某特定场所的非次品卵个数，则

$$P(Y=y) = P(\text{产 } y \text{ 个正品卵之后产下一个次品卵})$$
$$= (1-p)^y p, y = 0,1,2,\cdots.$$

所以由几何级数和式表达式得 Y 的概率生成函数：

$$\Phi_Y(t) = Et^Y = \sum_{y=0}^{\infty} t^y(1-p)^y p = p\sum_{y=0}^{\infty}[t(1-p)]^y$$
$$= \frac{p}{1-t(1-p)}, \qquad |t(1-p)| < 1.$$

现由 $H=Y_1+Y_2+\cdots+Y_k$，且 $Y_1, Y_2, \cdots, Y_k$ 独立同分布，故

$$\Phi_H(t) = Et^H = E(t^{Y_1+Y_2+\cdots+Y_k})$$
$$= (Et^{Y_1})(Et^{Y_2})\cdots(Et^{Y_k})$$
$$= [\Phi_Y(t)]^k$$
$$= \left[\frac{p}{1-t(1-p)}\right]^k.$$

这是参数为 k 和 p 的负二项分布的 PGF.

这一结果与模型 I 和模型 II 的结果相同，于是我们又建立了另一种与实验数据

相容的机制。

*A*1.
$$\Phi_Y(t) = Et^Y = \sum_{y=0}^{\infty} t^y \frac{e^{-\lambda}\lambda^y}{y!}$$
$$= e^{-\lambda}\sum_{y=0}^{\infty}(\lambda t)^y/y!$$
$$= e^{-\lambda}e^{\lambda t}$$
$$= e^{\lambda(t-1)}.$$

因为 $\Phi_Y^{(k)}(t)=\lambda^k e^{\lambda(t-1)}$，故第 k 个阶乘矩为 $EY(Y-1)\cdots(Y-k+1)=\Phi_Y^{(k)}(1)=\lambda^k$.

*A*2. 根据独立性，
$$\Phi_{X+Y}(t) = E(t^{X+Y})$$
$$= E(t^X t^Y)$$
$$= (Et^X)(Et^Y)$$
$$= \Phi_X(t)\Phi_Y(t)$$

*A*3.
$$\Phi(t) = Et^X = \sum_{x=0}^{\infty} t^x p(1-p)^x$$
$$= p\sum_{x=0}^{\infty}[t(1-p)]^x$$
$$= p\frac{1}{1-t(1-p)}, \quad |t(1-p)|<1.$$

最后一个等式是根据几何级数和的表达式得到的。

*A*4. $\Phi_Z(t)=\Phi_N(\Phi_X(t))$，其中，$\Phi_N(t)=e^{\lambda(t-1)}$，$\Phi_X(t)=\sum_{x=0}^{1}t^x P(X=x)=P(X=0)+tP(X=1)=q+pt$，这里 $q=1-p$，因此
$$\Phi_Z(t) = e^{\lambda[(q+pt)-1]} = e^{\lambda[1-p+pt-1]} = e^{\lambda p(t-1)}.$$

所以 Z 服从参数为 λp 的 Poisson 分布。

*A*5.
$$\Phi_{X_k}(t) = \left(\frac{p}{1-qt}\right)^k = \frac{(1-\lambda/k)^k}{(1-\frac{\lambda}{k}t)^k}.$$

因而
$$\lim_{\substack{k\to\infty\\ q\to 0}} \Phi_{X_k}(t) = \frac{e^{-\lambda}}{e^{-\lambda t}} = e^{\lambda(t-1)}.$$
$$\lambda = kq \quad \text{固定不变。}$$

所以对于大 k 和小 q(大 p)，我们可以用参数为 $\lambda=k(1-p)$ 的 Poisson 分布函数近似参数为 k 和 p 的负二项概率分布函数。

参 考 文 献

[1] N. T. J. Bailey, *The Elements of Stochastic Processes with Applications to the Natural Sciences*, New York: Wiley, 1964.

[2] C. I. Bliss and R. A. Fisher, "Fitting the negative binomial distribution to biological data," *Biometrics*, vol. 9, pp. 176－200, 1953.

[3] R. A. Fisher, A. S. Corbett, and C. B. Williams, "The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population," *J. Animal Ecol.*, vol. 12, pp. 42－58, 1943.

[4] D. G. Harcourt, "Spatial Pattern of thee imported cabbageworm, *Pieris rapae* (L.) (Lepidoptera: Pieridae), on cultivated cruciferae," *Can. Ent.*, vol. 93, pp. 945－52, 1961.

[5] S. Kobayashi, "Influence of parental density on the distribution pattern of eggs in the common cabbage butterfly, *Pieris rapae crucivora*," *Res. Popul. Ecol.*, vol. 7, pp. 109－17, 1965.

[6] ——, "Process generating the distribution pattern of eggs of the common cabbage butterfly, *Pieris rapae crucivora*," *Res. Popul. Ecol.*, vol. 8, pp. 51－61, 1966.

教 师 参 考

目的 本章可用于继微积分之后概率论的第一门课。目的是说明条件期望、概率生成函数以及其它工具在现实生物环境中的应用，同时强调数学建模中的归纳成分。

预备知识 一年的微积分以及随机变量、概率分布、数学期望等基本概念。

时间 如用作讲课材料，应用问题可在一两个小间里讲完。如果学生以前学过离散和连续随机变量的基本性质、其联合分布、条件分布、边际分布以及数学期望等内容，那么所需的概率论知识（这里作为附录给出）可再用一两小时把它讲完。练习可穿插在课文里，答案再另外提供。

注 这一章可与学了一年微积分之后的概率论入门课相衔接，分为两部分，每一部分都可让学生去自学。课文中练习的答案可另外提供。

第一部分是附录，它概要论述有关概率生成函数的标准结果，包括例子和练习，既可用作课堂内容的补充材料，也可用作课堂内容的基础知识。

另一部分是生物应用，这要求学生懂得附录里的技术材料，但又不必完全依赖于附录来学习这部分内容。因此，如果附录的内容以前已经学过，那么应用方面的内容就可以分开来讲。应用的目的是多方面的。它既说明概率论基本工具的应用。提供一个现实的生物环境来说明数学的用处，又点出了数学建模的一个重要问题，这就是，数学模型与看到的现象的高度吻合并不能保证生物学（或其它）模型前提的正确性。

[Ｇｅｎｅｒａｌ　Ｉｎｆｏｒｍａｔｉｏｎ]
书名＝生命科学模型
作者＝（美）ＷＩＬＬＩＡＭ　Ｆ．ＬＵＣＡＳ
页数＝４４６
ＳＳ号＝１００３４５３９
出版日期＝１９９６年１２月第１版

封面页
书名页
版权页
前言页
目录页
第Ⅰ部分　　人口模型
　　第1章　　人口数学
　　1．引言
　　2．模型的建立
　　3．一个稳定的年龄分布
　　4．人口数量的波动

参考文献
第 2 章　人口的增长——年龄结构模型
1．引言
2．一个例子
3．非负矩阵的幂
4．预测与方法
5．结论
附录
解答

参考文献
教师参考
第 3 章　生物种群增长的若干确定性模型与随机模型的比较
1．引言
2．模型建立的基本原理
3．概率母函数
4．单纯繁殖过程中微分方程组一般形式的推导

5．生物种群增长模型
参考文献
教师参考
第 4 章　多物种生态系统动态发展之数学模型的一些实例
1．引言
2．捕食者——被捕食者模型
3．互惠共生模型和竞争模型
4．N

种物种生态系统的问题
附录A
附录B
参考文献
附录C
：提示及答案
第Ⅱ部分　生物医学：流行病学、遗传学和生物工程
第5章　疟疾、疟原虫的虫口动力学模型
1．引言
2．疟疾

3．第一个模型
4．第二个模型：考虑生存率的情况
5．看一看观测数据
6．第三个模型：生存率变化的情况
7．第四个模型：再生数变化的情况
8．第一个概率模型
9．第

二个概率模型：考虑生存概率的情况
１０．第三个概率模型：生存概率变化的情况
１１．第四个概率模型：再生概率变化的情况
１２．问题讨论
练习
参考文献
教师参考
第６章ＭａｃＤ

ｏｎａｌｄ关天蠕虫感染的工作
１．引言
２．血吸虫病模型
Ｐｏｉｓｓｏｎ概率分布
Ｐ（ｍ）的计算
附录：另一个模型
附录：ＭａｃＤｏｎａｌｄ的原文
参考文

献
第 7 章　　淋病扩散模型
练习
教师参考
１．引言
２．乘法原理
３．ＤＮＡ和ＲＮＡ
４．随机交配
练习
参考文

献
教师参考
第９章　香烟过滤
练习
附录：关于密度和流速的讨论
参考文献
教师参考
第Ⅲ部分　生态学
第１０章　能量用于获取食物的效率（Ⅰ）：人

1．引言
2．能与食物：生物学和物理学的一些背景知识
3．效率和最优效率行为
4．人获取食物的能量利用
参考文献
教师参考
第１１章　能量用于获取食物的效率（Ⅱ）：动物

1．问题的引出
2．比速增长律
3．捕食者是能量的有效利用者
4．纯追击者
5．纯搜索者
6．讨论
参考文献
教师参考

第１２章　甘蓝蝴蝶卵的空间分布
１．目的
２．生物学
３．生物学假设Ⅰ
４．生物学假设Ⅱ
５．生物学假设Ⅲ
６．作进一步研究的若干建议
附录：概率生成函数

解答
参考文献
教师参考
附录页